

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CIANE COSTA BIU

ARQUITETURA FOLIAR COMPARATIVA DE *Miconia sellowiana* (DC.) NAUDIN
(MELASTOMATACEAE) EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS

CURITIBA

2008

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CIANE COSTA BIU

**ARQUITETURA FOLIAR COMPARATIVA DE *Miconia sellowiana* (DC.) NAUDIN
(MELASTOMATACEAE) EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS**

Dissertação de Mestrado apresentado ao
Programa de Pós-graduação em Botânica (nível
Mestrado), ofertado pelo Setor de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof. Dra. Maria Regina Torres
Boeger

Co-Orientador: Prof. Dr. Renato Goldenberg

**CURITIBA
2008**

AGRADECIMENTOS

Meus agradecimentos a todos que de forma direta ou indireta prestaram sua ajuda para que este trabalho pudesse ser realizado.

Ressalto a contribuição inestimável da minha orientadora e mestre professora Dr. Maria Regina Torres Boeger pelo seu conhecimento profundo do assunto e atenção durante o tempo de orientação.

Ao co-orientador Prof. Dr Renato Goldenberg pela disposição e interesse, com que tratou esta dissertação.

À minha família em especial pela compreensão e paciência no decorrer do projeto, principalmente aos meus pais que sem eles nada seria possível.

A CAPES pela concessão da bolsa de pesquisa.

Ao Departamento de Botânica da UFPR pela infraestrutura fornecida, em especial a secretaria Elizabeth pela amizade e prestatividade.

Aos amigos Jane Manfron, Larissa Chiamolera e Fábio Bósio pela amizade e incentivo nos momentos mais difíceis.

Ao Laboratório de microtécnica e meu especial agradecimento ao técnico Nilson Belém Filho pela sua competência e auxílio durante o desenvolvimento prático da dissertação.

Aos demais colegas do mestrado: Tiago Daros, Maqueli, Gracielle Pavan, Fabrício Schmitz Meyer, Marcelo Reginato, Manuela Dal Forno, Alessandra Mara Gogosz, Ceusnei Simão, Dilma Silva do Nascimento, Elaine Lopes Pereira Nunes, Fernanda Pereira Fanti, Fernando Bittencourt Matos, Giovanna dos Santos, Katiane Paula Bagatin, Lucas Nogueira, Luciana Luiza Pelegrini, Mariângela Ceschin Iurk, Renata Charvet Inckot e Rafael Fernando da Silva Possette.

Aos colegas de Laboratório: Letícia Larcher, Maria (Lua), Talita Iatski da Silveira, Letícia Estela Cavachiolo e Ari Espindola Júnior.

Aos funcionários: Raul Kormann Filho, Narciso Augusto Suckow de Castro, Renato Miro Arthury, José Augusto e em especial ao funcionário José Carlos Teixeira, pela prestatividade durante o período em que trabalhou na secretária do Mestrado.

Aos componentes da banca de avaliação, Prof. Dr. Márcio Pie, Prof. Dr. Cláudio Alves de Brito e Dr. Gisele Lorenzi pelo aceite do convite em participar da banca de defesa desta dissertação e assim contribuir para a melhoria deste estudo.

Ao prof. Dr William Rodrigues, Dr Kátia Ribas e Dr. Olavo pelo incentivo e amizade.

SUMÁRIO

RESUMO.....	9
ABSTRACT.....	10
1 INTRODUÇÃO.....	11
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	15
2.1 Descrição da área de estudo.....	15
2.1.1 Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre).....	15
2.1.2 Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (Morro do Canal).....	15
2.1.3 Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguiri).....	16
2.1.4 Floresta Ombrófila Densa Montana (Mananciais da Serra).....	17
2.2 Métodos.....	20
3 RESULTADOS.....	23
3.1 Variáveis quantitativas.....	23
3.2 Classificação do sistema morfológico das veias.....	28
3.3 Anatomia do pecíolo.....	31
4 DISCUSSÃO.....	33
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	39
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	41
7 ANEXOS.....	47

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1	Hábito de <i>Miconia sellowiana</i> na Estepe Gramíneo-Lenhosa.....	19
FIGURA 2	Hábito de <i>Miconia sellowiana</i> na Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	19
FIGURA 3	Hábito de <i>Miconia sellowiana</i> na Floresta Ombrófila Mista.....	19
FIGURA 4	Hábito de <i>Miconia sellowiana</i> na Floresta Ombrófila Montana.....	19
FIGURA 5	Aspecto foliar de <i>Miconia sellowiana</i> . (A) Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); (B) Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM); (C) Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM) e (D) Floresta Ombrófila Mista (FOM).....	24
FIGURA 6	Densidade de venação de <i>Miconia sellowiana</i> das quatro fitofisionomias. (A) Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); (B) Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM); (C) Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM) e (D) Floresta Ombrófila Mista (FOM). Barra = 100µm.....	25
FIGURA 7	Análise de componentes principais (ACP) de uma matriz de correlação de características foliares das quatro fitofisionomias estudadas. Os dois primeiros eixos principais explicaram 76% da variância total. Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM); Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM) e Floresta Ombrófila Mista (FOM).....	27
FIGURA 8	Detalhe do ramo de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	29
FIGURA 9	Detalhe geral da venação foliar de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	29
FIGURA 10	Detalhe das veias basais da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Densa Alto-Montana.....	29
FIGURA 11	Detalhe da categoria das veias basais e ângulo das veias de segunda ordem da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Densa Alto-Montana.....	29
FIGURA 12	Detalhe da venação do ápice da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	29
FIGURA 13	Detalhe da venação do ápice do dente da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	29

FIGURA 14	Detalhe da forma do dente e tipo do sinus da margem da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	29
FIGURA 15	Detalhe dos dentes da margem, mostrando as veias de 3º ordem marginal formando um “loop” de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Densa Alto-Montana.....	29
FIGURA 16	Detalhe da categoria de venação entre a veia primária até a secundária do terço-médio da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	30
FIGURA 17	Detalhe da areolação do terço-médio da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	30
FIGURA 18	Detalhe das veias finais livres do terço-médio da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	30
FIGURA 19	Detalhe da venação do terço-médio da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	30
FIGURA 20	Detalhe da venação da margem direita do terço-médio da folha de <i>Miconia sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.....	30
FIGURA 21	Secção transversal do pecíolo da <i>Miconia sellowiana</i> das quatro fitofisionomias. (A) Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM); (B) Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); (C) Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM) e (D) Floresta Ombrófila Mista (FOM). Barra = 200 µm.....	32

LISTA DE TABELAS

TABELA 1	VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO (ENTRE PARÊNTESES) DAS VARIÁVEIS MORFOLÓGICAS ANALISADAS PARA AS FOLHAS DE <i>Miconia sellowiana</i> NAS FITOFISIONOMIAS ESTUDADAS. LETRAS DIFERENTES NA MESMA LINHA INDICAM QUE OS VALORES SÃO ESTATISTICAMENTE SIGNIFICANTES (TESTE DE FISHER, $p < 0,05$). Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM); Floresta Ombrófila Mista (FOM) e Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM).....	23
TABELA 2	COMPONENTES PRINCIPAIS DA MATRIZ DE CORRELAÇÃO ENTRE AS CARACTERÍSTICAS FOLIARES ESTUDADAS (n = 147).....	26
TABELA 3	CLASSIFICAÇÃO MORFOLÓGICA DO SISTEMA DE VEIAS DE <i>Miconia sellowiana</i>	28

ANEXOS

ANEXO I	QUADRO COMPARATIVO DAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS DAS QUATRO FITOFISIONOMIAS.....	47
ANEXO II	TABELA DE CORRELAÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE <i>Miconia sellowiana</i> DAS QUATRO FITOFISIONOMIAS	48
ANEXO III	CLIMADOGRAMAS DAS ESTAÇÕES METEREOLÓGICAS PRÓXIMAS ÀS FITOFISIONOMIAS.....	49

RESUMO

Estudos anteriores com *M. sellowiana*, em quatro diferentes fitofisionomias no estado do Paraná (Estepe Gramíneo-Lenhosa - EGL, Floresta Ombrófila Mista - FOM, Floresta Ombrófila Densa Montana - FODM e Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana - FOAM) mostraram que as folhas dessa espécie apresentaram uma grande plasticidade morfológica. Este trabalho teve como objetivo dar continuidade ao estudo sobre a amplitude fenotípica da espécie, utilizando como indicador de plasticidade as características da arquitetura da folha. Para tanto, foram coletadas ramos e folhas de sete indivíduos por fitofisionomia, para a análise da área foliar, massa seca, massa específica, espessura da folha, ângulo foliar, comprimento, diâmetro, porcentagem do tecido mecânico e volume do pecíolo, densidade de venação e razão da distância da nervura central até a 2º nervura/área foliar, além da descrição e caracterização morfológica das nervuras. Os valores médios de massa seca, massa específica foliar, diâmetro e volume do pecíolo diferiram significativamente entre as quatro fitofisionomias, enquanto que a estrutura interna do pecíolo e a morfologia das nervuras da folha foram semelhantes entre si. A análise dos componentes principais (ACP) mostrou que os dois primeiros componentes (ângulo foliar e área foliar) explicaram 78% da variância total. O CP1, representado pelo ângulo foliar apresentou relação negativa com a área foliar, área específica foliar, área de tecido mecânico e a razão da distância da veia central até a 2º veia/área foliar, enquanto que a área foliar apresentou uma relação negativa com a massa seca e a razão da distância da veia principal até a margem/área foliar. O CP1 mostrou dois agrupamentos, sendo um entre os indivíduos de FOM e FODM e outro entre os indivíduos da EGL e FOAM. Para o CP2, a distribuição é mais homogênea entre os indivíduos das quatro fitofisionomias estudadas. A distribuição das populações decorrente da análise dos componentes principais sugere o mesmo gradiente mesomórfico-xeromórfico (FOM>FODM>EGL>FOAM) encontrado em estudos anteriores e evidencia a plasticidade fenotípica da espécie em função das condições abióticas diferenciadas entre as fitofisionomias.

Palavras-chave: morfologia foliar; arquitetura; Floresta Ombrófila Mista; Floresta Ombrófila Densa Montana; Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana; Estepe Gramíneo-Lenhosa.

ABSTRACT

Previous studies with *M. sellowiana*, in four different phyto-physiognomies in the state of Paraná (grassland – EGL, Araucaria Forest – FOM, Montane Atlantic Forest – FODM and Upper Montane Atlantic Forest – FOAM), have shown that leaves of this species have a great morphological plasticity. This work had the goal of giving continuity to the study on the phenotypic amplitude of the species, using the characteristics of the foliar architecture as an indicator of plasticity. For that, branches and leaves of seven individuals per phyto-physiognomy were collected for the analysis of leaf area, dried leaf weight, specific dried leaf weight, leaf thickness, leaf angle, length, diameter, mechanical tissue's percentage and volume of petiole, venation density and the rate of the distance of the midrib to the second vein/leaf area, besides the morphological description and characterization of the veins. The mean values of the following morphological variables differed significantly among the four phyto-physiognomies: dried leaf weight, specific dried leaf weight, diameter and volume of petiole, while the internal petiole structure and the morphology of the foliar veins were similar among the four phyto-physiognomies. The Principal Component Analysis (PCA) showed that the two first components (leaf angle and leaf area) explained 78% of the total variance. PC1, represented by the leaf angle, presented a negative relation with leaf area, specific leaf area, mechanical tissue area, and rate of main vein distance/leaf area. In the other hand, leaf area (PC2) presented a negative relation with dry mass and the rate of main vein distance to margin/leaf area. PC1 showed two distinct groups, one formed by the individuals of FOM and FODM, and another by individuals of FOAM and EGL. For the PC2, the distribution is more homogenous among the individuals of the four studied phyto-physiognomies. The population's distribution given by the PCA suggests a mesomorphic to xeromorphic gradient: FOM>FODM>EGL>FOAM, and provides evidence to the phenotypic plasticity of the species due to different abiotic conditions among the phyto-physiognomies.

Key-words: leaf morphology; architecture; Araucaria Forest; Montane Atlantic Forest; Upper-montane Atlantic Forest; Grassland.

1 INTRODUÇÃO

Plasticidade fenotípica é definida como a habilidade de uma população de ajustar o seu desempenho alterando sua morfologia e/ou fisiologia em resposta às variações das condições ambientais (SULTAN, 1995; NAVAS e GARNIER, 2002). Essa habilidade parece ser essencial na sobrevivência da espécie em ambientes heterogêneos, especialmente para organismos sésseis, como as plantas (VALLADARES et al., 2002). Entre os órgãos que compõem a planta, as folhas apresentam alta plasticidade, com grande variedade de formas, tamanhos, estrutura interna e padrões de venação (NIINEMETS et al., 2007). Esta plasticidade pode ocorrer tanto entre plantas de diferentes populações como entre folhas de um mesmo indivíduo (GUTSCHICK, 1999). Entre as características morfológicas da folha, a área, a massa seca e a espessura da lâmina têm sido utilizadas como indicadores de plasticidade e são fortemente relacionadas com as taxas de crescimento e a eficiência do uso dos recursos pelas espécies vegetais (ACKERLY et al., 2000; VENDRAMINI et al., 2002).

Outras características morfológicas, tais como a forma da folha, o tipo de margens, a presença de tricomas, a densidade estomática e a organização do mesofilo, também influenciam a estrutura foliar, tendo sido largamente investigadas (KLICH, 2000; GIELWANOWSKA et al., 2005; GRATANI et al., 2006). Os ajustes morfológicos das folhas geralmente representam estratégias para maximizar a relação entre a fixação de carbono, via fotossíntese, e a perda de água por transpiração (GIVNISH e VERMEIJ, 1976), de acordo com o ambiente onde se desenvolvem.

A plasticidade morfológica das folhas também pode ser uma resposta à variação da intensidade luminosa (NIKLAS, 1996). A luz, além de ser determinante no estabelecimento, crescimento e taxas de sobrevivência de populações vegetais (VALLADARES et al., 2002), também influencia na organização espacial e estrutural das folhas dos diferentes indivíduos que compõem a população (FALSTER e WESTOBY, 2003). A organização tri-dimensional das folhas no eixo caulinar é definida como arquitetura foliar (REINHARDT e KUHLEMEIEIR, 2002) e resulta da combinação de aspectos da folha, tais como o ângulo foliar (que corresponde ao ângulo formado entre o pecíolo e o ramo) (FALSTER e WESTOBY, 2003), o comprimento e o diâmetro do pecíolo (TAKENAKA et al., 2001), a área, a massa e a

espessura da lâmina foliar (GÁLVEZ e PEARCY, 2003), filotaxia (NIKLAS, 1999) e a densidade do sistema de veias (ROTH-NEBELSICK et al., 2001). Segundo VALLADARES e BRITES (2004), a eficiência na captura de luz pelas folhas é o resultado final da combinação desse conjunto de características.

A inclinação da lâmina, representada pelo ângulo foliar, é dependente das propriedades mecânicas da folha e esse ângulo é regulado pela relação entre volume do pecíolo e a massa foliar (WESTOBY et al., 2002; FALSTER e WESTOBY, 2003). Em geral, folhas de sol tendem a ser mais verticalmente inclinadas, com menor área foliar e maior espessura, enquanto que folhas de sombra tendem a ser mais horizontalmente inclinadas, mais finas e com maior área (JOHNSON et al., 2005). À medida que o ângulo foliar aumenta, as folhas tendem a ser mais horizontais, o que aumenta os custos estruturais para a planta, pela adição de tecidos de sustentação no pecíolo, capaz de sustentar maior massa (FLECK, 2002). As propriedades estruturais do pecíolo podem mudar de acordo com o gradiente lumínico, ajustando a lâmina foliar para melhor captação da luz disponível (NIINEMETS e FLECK, 2002).

A construção de tecidos fotossintetizantes da folha necessita de um eficiente sistema de suprimento de água e nutrientes, representado pelo conjunto de veias (venação), que se ramificam dentro da lâmina foliar (ROTH-NEBELSICK et al., 2001). Além da condução de água e nutrientes, o sistema de veias atua no suporte mecânico da lâmina foliar. Segundo KULL e HERBIG (1994), o reforço mecânico da lâmina é dado primariamente pelas veias de terceira ordem. Geralmente, as principais características dos padrões de venação das espécies vegetais são fixadas geneticamente e são utilizadas com frequência como ferramenta taxonômica (FONSECA et al., 2006). Todavia, as propriedades da venação estão ligadas aos aspectos funcionais da folha e a evolução dos diversos padrões de venação está, de alguma forma, conectado à forma e à função da folha (ROTH-NEBELSICK et al., 2001).

Uma das propriedades, a densidade de venação, definida pela relação comprimento de veias por unidade de área (ULH e MOSBRUGGER, 1999), pode variar entre populações e/ou indivíduos, pois responde às condições externas do meio. Alguns estudos demonstraram uma complexa relação entre a densidade de venação e os parâmetros ambientais. A densidade de venação é mais densa em folhas de sol (ESAU, 1965); em folhas que se desenvolvem sobre solos com baixa

disponibilidade hídrica (HERBIG e KULL, 1991) ou ainda em altas temperaturas e umidade (UHL e MOSBRUGGER, 1999).

Outro elemento importante na arquitetura foliar é a filotaxia, que consiste no arranjo das folhas ao redor do eixo caulinar e está associada às demais características foliares na otimização na captura de luz (VALLADARES e BRITES, 2004). Para alguns autores, a extensão em que a filotaxia influencia na captura de luz ainda é pouco entendida devido à grande interação de vários parâmetros foliares para compensar a baixa eficiência de alguns tipos de filotaxia (NIKLAS, 1999). Segundo VALLADARES e BRITES (2004), a filotaxia espiralada é mais eficiente na captura de luz, devido à menor sobreposição de folhas. Por outro lado, a filotaxia decussada (oposta cruzada) possui cerca de 45% de eficiência na captura de luz, o que representa maiores custos energéticos em termos de ganho de carbono (GÁLVEZ e PEARCY, 2003).

Em ambientes florestais, devido à distribuição heterogênea de luz, espera-se que as plantas maximizem a captura de luz com o menor custo em termos de investimento e manutenção dos tecidos (GIVNISH, 1987). Por esta razão, a arquitetura das folhas nestes ambientes é considerada, em termos de pressão seletiva, um elemento favorável à interceptação da luz (VALLADARES et al., 2002).

A família Melastomataceae é composta por 4.500 espécies que pertencem a 166 gêneros que se distribuem principalmente nas regiões tropicais e subtropicais de todo o globo (RENNER, 1993). *Miconia* engloba cerca de um quarto das espécies dessa família e ocorre desde o sul do México até o norte da Argentina e o Uruguai, com distribuição em quase todas as formações fitogeográficas. No Estado do Paraná, um terço das espécies de *Miconia* apresenta ampla distribuição, ocorrendo em pelo menos três das cinco regiões fitogeográficas do Estado (GOLDENBERG, 2004).

Miconia sellowiana (DC.) Naudin é uma das espécies com ampla distribuição no estado do Paraná, ocorrendo geralmente em altitudes entre 1000 a 2000 m, mas raramente, ao nível do mar. Considerada como planta pioneira (ou secundária inicial) e heliófita facultativa, é encontrada tanto na forma arbórea, atingindo até oito metros de altura, em formações florestais secundárias, perenifólias ou semidecíduas, quanto na forma arbustiva, com menos de dois metros de altura, em afloramentos rochosos (GOLDENBERG, 2004). Estudos

efetuados em populações em Corumbatai, São Paulo, observaram a ocorrência de apomixia nesta espécie (SARAIVA et al., 1996).

Estudos anteriores com *M. sellowiana*, em quatro diferentes fitofisionomias no estado do Paraná (Estepe Gramíneo-Lenhosa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana) mostraram que as folhas desta espécie apresentam uma grande plasticidade morfológica evidenciada pela variação na área e massa seca foliar, área específica foliar, densidade estomática, densidade de tricomas e espessuras dos tecidos fotossintetizantes (BOEGER et al., submetido). Esta plasticidade foi relacionada às condições ambientais diferenciadas entre as fitofisionomias, principalmente de intensidade luminosa, disponibilidade hídrica e fertilidade do solo. Este trabalho teve como objetivo dar continuidade ao estudo sobre a amplitude fenotípica da espécie, utilizando como indicador da plasticidade as características arquiteturais da folha como área, massa e espessura foliar, ângulo foliar, comprimento, diâmetro e volume do pecíolo, densidade de venação e massa específica foliar.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Descrição das áreas de estudo - As coletas foram realizadas em quatro diferentes fitofisionomias:

2.1.1 Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL): A Fazenda “Nasce o Dia” (25°10'S e 49°58'W) localiza-se no segundo planalto ou planalto dos Campos Gerais Município de Ponta Grossa, PR (SWIECH-AYOUB e MASUNARI, 2001). A Fazenda compreende uma área de 69 ha e está aproximadamente a 975m de altitude. O solo é do tipo Neossolo Litólico Distrófico típico Tb, A proeminente textura arenosa, relevo escarpado, substrato arenoso do subgrupo Itararé. O é solo extremamente raso, não ultrapassando 20 cm de profundidade (GLUZEZAK, 2005).

O clima é classificado como *Cfb*, pela classificação de Köppen, subtropical úmido (mesotérmico) sem estação seca com verões brandos chegando a atingir uma média de 20°C no mês mais quente. No mês mais frio a média chega a alcançar 14°C com uma umidade média relativa do ar de 77%. A temperatura média anual é de 17, 7°C, sendo a precipitação média anual de 1.497mm com os meses de inverno apresentando menor precipitação que os meses de verão (SWIECH-AYOUB e MASUNARI, 2001). (Vide anexos I e II).

Este tipo de fitofisionomia compõe elementos característicos da paisagem dos planaltos do sul do Brasil (RODERJAN et al., 2002) e é encontrado no Planalto Meridional em regiões campestres ou campos limpos entremeados por capões e florestas de galeria de porte baixo (IBGE, 1992), sendo constituído essencialmente de gramíneas quando o terreno é suave ondulado. Apresenta característica de paisagem dos campos abrangendo agrupamentos arbóreos isolados ou de mata ciliar (RODERJAN et al., 2002). Várias espécies das famílias Verbenaceae, Asteraceae, Apiaceae, Poaceae, Malpighiaceae, Cyperaceae, Lamiaceae, Eriaceae, Melastomataceae, Arecaceae, Asclepidaceae, Polygalaceae, Amaranthaceae são comumente encontradas neste tipo de formação (RODERJAN et al., 2002). *Miconia sellowiana* (fig. 1) ocorre na forma arbustiva é encontrada sobre manchas de Neossolo Litólico onde o relevo permitiu o acúmulo de material orgânico (GLUZEZAK, 2005).

2.1.2 Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM): O Morro do Canal (25°30'54"S e 48°59'26"W) localiza-se na Serra do Marumbi, no Município de

Piraquara, na porção leste da Região Metropolitana de Curitiba, PR entre o Primeiro Planalto e o litoral paranaense. A área possui 2.456 ha e está aproximadamente a 1.370 metros a.n.m. O solo da FOAM foi classificado como Neossolo litólico hístico típico (Rli), B proeminente com classe textural franco argiloso com menos de 20cm de profundidade e relevo montanhoso (EMBRAPA, 1999). A atividade de fração de argila é bastante baixa (Tb) 20,67c molc/dm³. Por ser solo ácido, apresentou uma baixa saturação de base (9%), portanto são solos hipodistróficos e álicos por apresentar saturação de AL⁺³ em torno de 62%.

O Morro do Canal ocorre em uma área de transição entre a Serra do Mar e o Primeiro Planalto e é climaticamente caracterizado como *Cfb*, que representa clima subtropical úmido (mesotérmico) de acordo com a classificação de Köppen (Vide anexos I e II). A média do mês mais quente é 24°C e do mês mais frio é 12°C, sem estação seca, com verões brandos e geadas severas. A precipitação média anual é de 1384 mm ao ano (IAPAR, 1994). A umidade do ar é constante e ventos fortes são freqüentes (EMBRAPA, 1984; RODERJAN et al., 2002). No Morro do Canal, em altas altitudes onde o porte da vegetação diminui, predomina uma vegetação herbácea e arbustiva denominada de campos de altitudes (fig. 2), ao contrário do pé do morro onde a vegetação encontra-se mais densa (CÁCERES, 2004).

A estrutura da vegetação é integrada por fanerófitos com troncos e galhos finos, folhas miúdas e coriáceas e casca grossa com fissuras (VELOSO et al., 1991; RODERJAN et al., 2002), além de lianas lenhosas e epífitas em abundância, apresentando acumulações turfosas nas depressões (VELOSO et al., 1991). Nesta fitofisionomia, ocorrem espécies da família de Myrtaceae, Bignoniaceae, Cunoniaceae e Clethraceae entre outras. *Miconia sellowiana* ocorre na forma arbustiva, em áreas abertas onde o relevo permitiu o acúmulo de material.

2.1.3 Floresta Ombrófila Mista (FOM): representada pela Fazenda de Estação Experimental do Canguiri, que se localiza no Município de Pinhais, Região Metropolitana de Curitiba-PR (25°30'S e 49°50'W). A Fazenda pertence à APA do Iraí (Área de Proteção Ambiental na Área de Manancial da Bacia Hidrográfica do Rio Iraí) e compreende uma área de 430 ha, com uma altitude aproximada de 775 metros. O solo foi classificado como Cambissolo Hálico Alumínico típico, tendo teores de Al extraível acima de 4c mol/Kg de solo (DONHA, 2003). O relevo é

predominantemente suave ondulado, constituído por colinas de topos levemente arredondados, vertentes médias e declives suaves (IAPAR, 1994).

Segundo a classificação de Köppen, toda a área pertence ao tipo climático *Cfb*, subtropical úmido (mesotérmico) com chuvas regulares e estações relativamente bem definidas, com inverno normalmente frio e geadas freqüentes onde o mês mais frio é de 13°C, os verões são razoavelmente quentes chegando a atingir uma temperatura média acima de 24°C no mês mais quente. A temperatura média anual é de 18°C com precipitação média anual de 1.451mm, onde a menor precipitação ocorre no mês de agosto e janeiro é o mais chuvoso. A média anual da umidade relativa do ar é em torno de 91% a qual é influenciada pela altitude (Vide anexo I e II), (MAACK, 2002; DONHA, 2003).

Na Fazenda ocorrem remanescentes da Floresta Ombrófila Mista, também conhecida como Mata-de-Araucária ou Pinheiral (IBGE, 1992). Algumas espécies são endêmicas, como *Araucaria angustifolia* (pinheiro-do-paraná, Araucariaceae) que ocupa o dossel (RODERJAN et al., 2002). Espécies como *Sloanea monosperma*, *Ocotea porosa*, *Cedrela fissilis*, *Ilex paraguariensis* e várias Myrtaceas e são predominantes no subosque (KLEIN, 1984). *Miconia sellowiana* (fig. 3) ocorre na forma arbórea, nos estratos inferiores da floresta (GLUZEZAK, 2005).

2.1.4 Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM): Os Mananciais da Serra (25°29'S e 48°59'W), que se localizam na Serra do Mar, no Município de Piraquara, Região Metropolitana de Curitiba, PR, abrangem uma área de 2.340 ha de remanescentes bem conservados e encontra-se aproximadamente a 1.100m de altitude (REGINATO e GOLDENBERG, 2007). Esta área é gerenciada pela Companhia de Saneamento do Paraná (SANEPAR). O relevo é constituído de um sistema montanhoso paralelo à linha da costa. A região dos Mananciais da Serra abrange parte do Primeiro Planalto Paranaense e da chamada “Serra do Marumbi” ou “Complexo do Marumbi” (LEITE e KLEIN, 1990). A geologia da área é formada por dois tipos de rocha, magmatito e granito. O solo foi classificado como Nossolo Litólico Húmico típico Tb. Esses são solos rasos, ácidos com baixa saturação em bases (hipodistróficos) e álicos (saturação por AL^{+3} , 50%), com textura argilosa, relevo ondulado, substratos de granitos e gnaisses, embora apresentem diferenças na textura em função do material de origem (GLUZEZAK, 2005).

Segundo a classificação de Köppen, o clima enquadra-se no tipo de *Cfb* subtropical úmido (mesotérmico) com verões frescos, sem estações secas e geadas frequentes. A média do mês mais quente é de 20° C e a média no mês mais frio de 13°C. A temperatura média anual é de 16,6°C, com uma precipitação média anual de 2.008mm (LACERDA, 1999), sendo outubro, novembro e dezembro os meses mais chuvosos e junho, julho e agosto os mais secos (Vide anexos I e II). A umidade relativa do ar é em torno de 88% (IAPAR, 1994).

A região é caracterizada pelo encontro da Floresta Ombrófila Mista com a Floresta Ombrófila Densa, formando um complexo de gradiente vegetacional de Floresta Ombrófila Densa Montana (LEITE e KLEIN, 1990). Este tipo de fitofisionomia corresponde às formações florestais que ocupam a porção intermediária das encostas da Serra do Mar situada entre 600 a 1.200m s.n.m. Nestes ambientes são dominantes espécies das famílias Lauraceae, Cunoniaceae, Mimosiaceae, Apocynaceae, Winteraceae, Aquifoliaceae, Dicksoniaceae, Sapotaceae, Caesalpiniaceae além de Myrtaceae e Rubiaceae (RODERJAN et al., 2002). *Miconia sellowiana* (fig.4) ocorre na forma arbórea, nos estratos inferiores da floresta (GLUZEZAK, 2005).

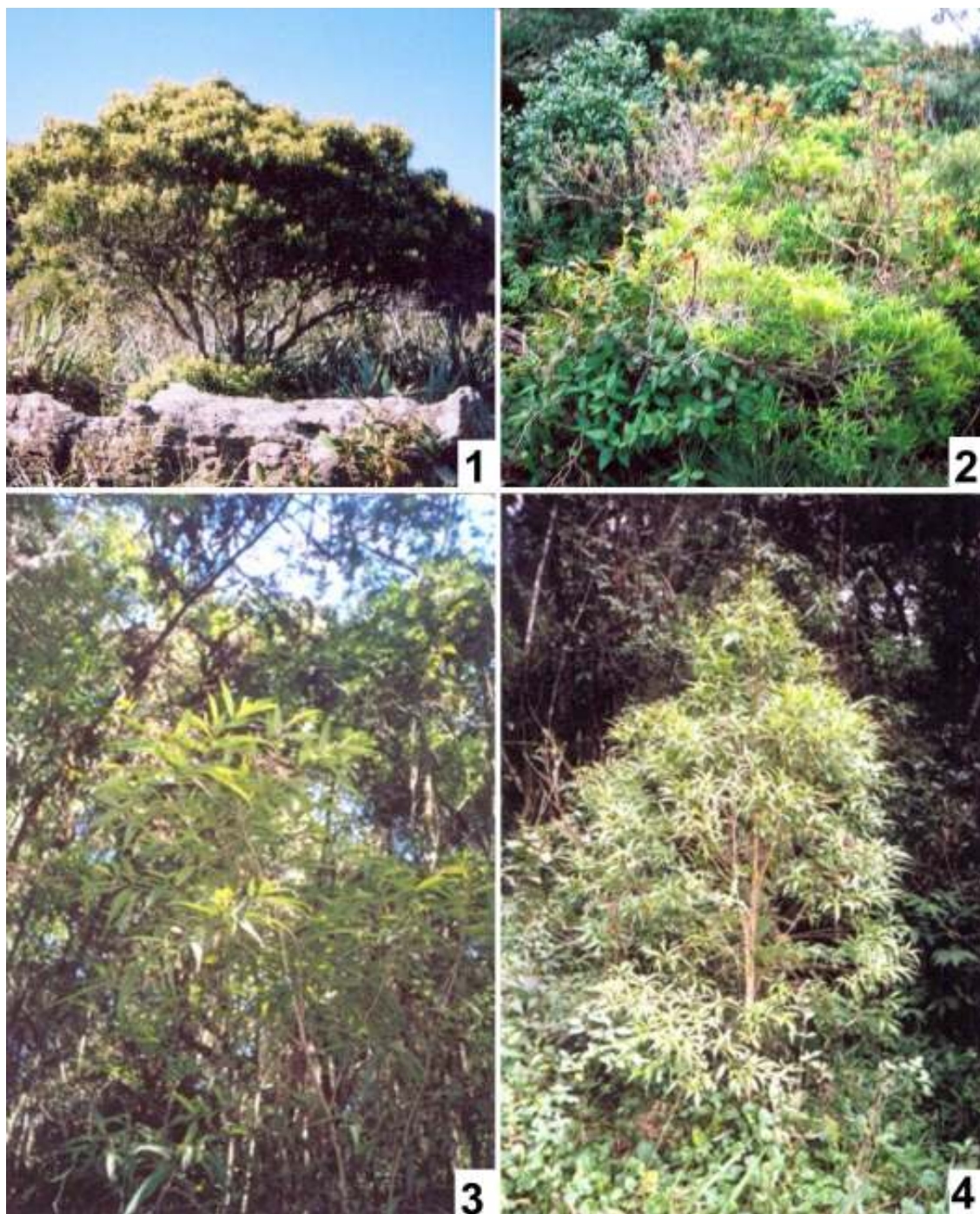


FIGURA 1-4 - Hábito de *Miconia sellowiana*. 1. Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); 2. Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM); 3. Floresta Ombrófila Mista (FOM) e 4. Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM).

2.2 Métodos: Em cada fitofisionomia, ramos de diferentes indivíduos, sob intensidade de luz semelhante, foram coletados. De cada indivíduo foram selecionadas 21 folhas, totalizando 147 folhas por fitofisionomia. Em FODM, foram coletados ramos de 5 indivíduos, sendo que de cada indivíduo selecionou-se 29 folhas, totalizando 145 folhas, devido ao menor número de indivíduos encontrados na área.

Para todas as fitofisionomias, foram selecionadas folhas entre os 4° e 5° nós, no sentido ápice-base, sem sinais de herbivoria ou patógenos. As folhas foram fixadas em FAA 70 e conservadas em álcool etílico 70% (JOHANSEN, 1940).

O ângulo foliar, definido como o ângulo formado entre o eixo caulinar e o pecíolo da folha, foi medido com um transferidor. Foi medido o ângulo de 21 folhas, localizadas entre os 4° e 5° nós, no sentido ápice-base do ramo, por indivíduo. Nas mesmas folhas, a espessura da lâmina, o comprimento do pecíolo, o diâmetro do ápice e da base do pecíolo foram medidos com paquímetro digital. O volume do pecíolo (V) foi estimado pela fórmula: $V = \pi R^2 \cdot h$, onde R representa $\frac{1}{2}$ do valor do diâmetro do pecíolo e h o comprimento do pecíolo. A área foliar (cm^2) foi estimada nas folhas previamente secas, através da imagem digitalizada em “scanner” de mesa acoplado ao computador com o auxílio do programa SIGMASCAN-PRO Versão 5.0 (SPS Inc., Chicago, IL, USA, 1995). As folhas foram prensadas entre jornal e secas em estufa de ventilação forçada até obterem peso constante e a massa seca (g) de cada folha obtida através da pesagem em balança analítica de precisão. A partir dos dados da área foliar e massa seca, foi calculada a massa específica foliar (MEF, $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$), representada pela equação ($\text{MEF} = \text{MF} / \text{AF}$) onde MF representa a massa seca e AF, a área foliar.

Para estimar a área de tecido mecânico do pecíolo, secções transversais da base do pecíolo foram obtidas com o auxílio de lâmina de barbear. Foram seccionados 7 pecíolos por indivíduo e três secções por pecíolo ($n=21$). As secções foram clarificadas com hipoclorito de sódio a 5%, coradas com azul de toluidina 1% em solução aquosa, montada entre lâmina e lamínula em glicerina 50% e vedadas com esmalte de unha incolor (DOP e GAUTIÉ, 1928). A área de tecido mecânico, representado pelo colênquima sub-epidérmico, feixes vasculares e fibras associadas, foi estimada através de desenhos esquemáticos do pecíolo com o auxílio da câmara clara acoplada ao microscópio óptico. Os desenhos esquemáticos

foram digitalizados em “scanner” de mesa acoplado ao computador, com auxílio do programa SIGMASCAN-PRO (versão 5.0, SPS Inc., Chicago, IL, USA, 1995). Através do programa VCW VicMan’s Photo Editor, a região dos tecidos de sustentação (colênquima, feixes vasculares e fibras associadas) foi diferenciada da região do tecido parenquimático e a área de cada região foi estimada pelo programa SIGMASCAN-PRO. A porcentagem de tecido mecânico do pecíolo (PTM) foi calculada pela razão da área do tecido de sustentação (ATS) e a área total do pecíolo (AP), de acordo com a equação $PTM = (ATS/AP) \times 100$.

A análise anatômica do pecíolo baseou-se em lâminas permanentes obtidas pelas técnicas convencionais de emblocamento em Hidroxetilmetacrilato (Leica®) (FEDER e O’BRIEN, 1968). Posteriormente, o material foi seccionado em micrótomo rotatório Olympus CUT 4055, na espessura de 7µm e corado com Fucsina Básica e Azul de Astra (ALVES de BRITO e ALQUINI, 1996) e montado em Permout®. Os testes histoquímicos foram feitos em secções transversais do pecíolo obtidas com auxílio de lâmina de barbear. As técnicas de coloração para detecção de compostos fenólicos, amido e lipídios foram testadas pelo Cloreto Férrico 10% (JOHANSEN, 1940), Lugol (BERLYN e MIKSCHE, 1976) e Sudam III 0,5% (SASS, 1951), respectivamente.

A venação foi analisada após a diafanização de 10 folhas inteiras por indivíduo, através de clarificação em hipoclorito de sódio 50%. Para a remoção dos cristais de oxalato de cálcio e melhor visualização do sistema vascular, as folhas amostras foram tratadas com cloral hidratado 5%. Posteriormente, as folhas foram desidratadas em série alcoólica etílica crescente, coradas com verde rápido e safranina e montadas em Permout®. Três regiões de veias terminais livres entre a veia primária e a secundária da face abaxial da folha (ápice, terço-médio e base) foram selecionadas para estimar a densidade de venação. Desenhos esquemáticos do sistema de veias foram confeccionados em microscópio óptico com câmara clara acoplada. Posteriormente, cada desenho foi digitalizado em “scanner” e o comprimento total das veias foi calculado com o auxílio do programa SIGMASCAN-PRO (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA, 1995). A densidade de venação foi estimada através da soma dos valores obtidos do comprimento das veias dividido pela área da folha, previamente conhecida. Este cálculo é representado pela equação: $D = C/AF$ (mm.cm^{-2}), onde D é a densidade de venação, C comprimento total de veias (mm) e AF a área foliar em cm^2 (MOSBRUGGER, 1999). A distância

da veia central até a 2ª veia foi medida com paquímetro digital, para calcular a razão entre a distância da veia central até a 2ª veia/área foliar.

A descrição e caracterização morfológica do sistema de veias foram baseadas na terminologia do "Manual of Leaf Architecture – morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by Leaf Architecture" (LAWG, 1999), para as descrições como categorias das veias, areolação, variabilidade do ângulo da veia, veias terminais livres (VFL), cristas formadas por veias na base da folha, grau e natureza dos dentes da margem (ordem, sinuosidade, forma dos dentes, número de dentes no terço-médio da folha, forma do ápice dos dentes, espaço entre os dentes e venação associada ao dente). Estas características permitem ranquear a folha quanto a regularidade do sistema de veias, a partir de um nível arbitrário, onde 1r representa um menor nível de organização e o 4r representa o padrão mais organizado do sistema de veias.

Para todas as variáveis quantitativas foram calculados as médias e respectivos desvios-padrão. A análise de variância (ANOVA) foi utilizada para comparar as características morfológicas foliares quantitativas entre as quatro diferentes fitofisionomias, no Programa Statistica versão 6.0 (StatSoft, INC., Tulsa, OK, USA, 1998). O teste de Bartlett foi utilizado para testar a homogeneidade das variáveis. Nos casos em que as variâncias não foram homogêneas foi feita a transformação dos dados (logaritmo base 10, raiz² e cosseno). Para cada variável verificou-se a diferença significativa entre as fitofisionomias, utilizando o teste de comparação múltipla LSD (menor diferença significativa) de Fisher. A análise dos componentes principais (ACP) foi utilizada para determinar a maior variância entre as variáveis quantitativas observadas, através do Programa Past versão 1,34 (HAMMER et al., 2001).

3 RESULTADOS

3.1 Variáveis Quantitativas

Na tabela 1 são apresentados os valores médios de todas as variáveis quantitativas. A análise de variância (ANOVA) mostrou que os valores médios das seguintes variáveis morfológicas diferiram significativamente entre as quatro fitofisionomias: massa seca, massa específica foliar, diâmetro e volume do pecíolo.

TABELA 1 – VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO (ENTRE PARÊNTESES) DAS VARIÁVEIS MORFOLÓGICAS ANALISADAS PARA AS FOLHAS DE *Miconia sellowiana* NAS FITOFISIONOMIAS ESTUDADAS. LETRAS DIFERENTES NA MESMA LINHA INDICAM QUE OS VALORES SÃO ESTATISTICAMENTE SIGNIFICANTES (TESTE DE FISHER, $p < 0,05$). Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM); Floresta Ombrófila Mista (FOM) e Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM). (n = 147).

Características Morfológicas	EGL	FOAM	FODM	FOM
Área foliar (cm ²)	3,8 (1,3) c	3,4 (0,9) c	11,2 (2,4) b	14,5 (4,1) a
Massa seca (mg)	0,06 (0,02) c	0,05 (0,02) d	0,08 (0,02) b	0,10 (0,03) a
Massa Específica Foliar (mg.cm ⁻²)	16,6 (4,6) a	14,6 (2,0) b	7,5 (1,2) c	6,8 (1,1) d
Espessura total da lâmina (µm)	161,7 (14,1) a	163,9 (40,6) a	116,9 (20,7) b	76,6 (6,8) c
Ângulo foliar (°)	34,9 (6,2) a	26,7 (6,0) c	34,4 (8,1) a	30,6 (6,9) b
Comprimento do pecíolo (mm ²)	3,7 (0,7) c	5,4 (1,9) b	7,5 (1,7) a	7,4 (1,7) a
Diâmetro do pecíolo (µm)	87,8 (12,5) c	83,2 (11,6) d	96,0 (10,0) b	110,1 (14,0) a
Volume do pecíolo (mm ³)	10,2 (2,6) d	16,11 (5,05) c	23,3 (5,1) b	26,1 (6,8) a
Área de tecido mecânico do pecíolo (%)	47,1 (3,6) a	41,1 (5,0) b	38,3 (4,0) c	38,2 (5,7) c
Razão da distância da veia central até a 2º veia (margem direita)/área foliar (cm)	0,13 (0,04) a	0,12 (0,2) b	0,06 (0,01) c	0,06 (0,01) c
Densidade de venação do ápice (mm.cm ⁻²)	6,7 (1,1) a	6,5 (1,0) a	4,9 (0,8) b	4,6 (1,0) b
Densidade de venação do terço médio (mm.cm ⁻²)	7,1 (2,2) a	6,7 (1,7) a	5,0 (1,0) b	4,6 (1,4) b
Densidade de venação da base (mm.cm ⁻²)	6,8 (1,6) a	6,6 (1,2) a	5,0 (1,1) b	4,4 (1,8) c

As folhas de FOM apresentaram o maior valor médio de massa seca, enquanto que o menor valor ocorreu nas folhas de FOAM. A massa específica foliar (MEF) média foi maior na EGL e menor nas folhas de FOM. Os valores médios de diâmetro e volume do pecíolo foram maiores em FOM e menores em FOAM e EGL, respectivamente.

A área foliar foi maior e significativamente diferente nas folhas de FOM em relação às demais fitofisionomias, enquanto que os valores médios da área foliar de EGL e FOAM foram menores e não diferiram entre si. Apesar da área foliar ser significativamente diferente entre fitofisionomias, o tamanho foliar não variou, sendo todas as folhas classificadas como micrófilas (fig.5).

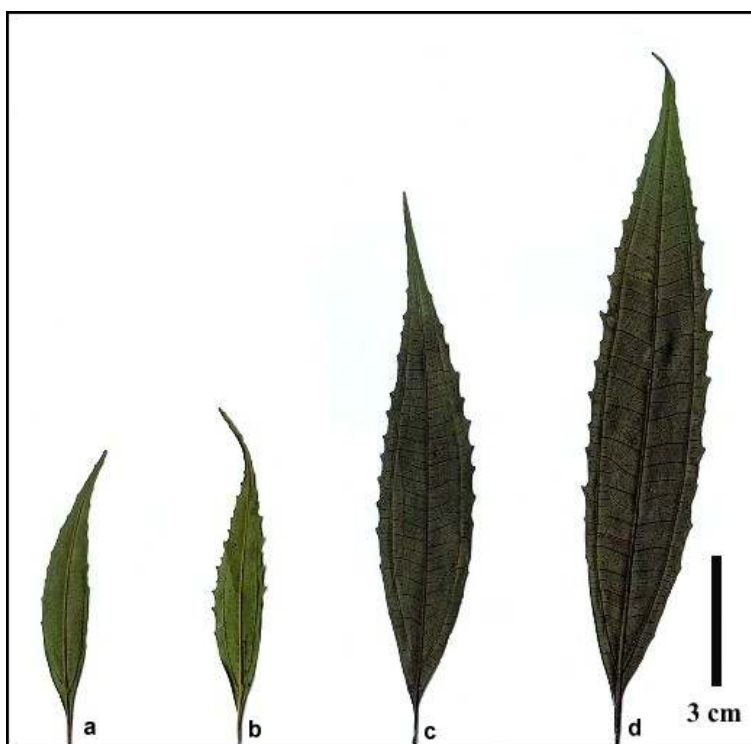


FIGURA 5 - Aspecto foliar de *Miconia sellowiana*. (a) Estepo Gramíneo-Lenhoso (EGL); (b) Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM); (c) Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM); (d) Floresta Ombrófila Mista (FOM).

Os valores médios da espessura total da folha não diferiram entre as folhas de EGL e FOAM, mas estes valores são estatisticamente diferentes e maiores do que os valores para FODM e FOM. Os ângulos foliares da EGL foram similares aos ângulos das folhas da FODM e maiores do que os ângulos das folhas da FOM. As

folhas de FOAM apresentaram os menores valores e significativamente diferentes das demais fitofisionomias.

Os pecíolos foram maiores em comprimento na folhas de FOM e FODM, quando comparados com as folhas da EGL e FOAM, e não diferiram estatisticamente entre si. Já os comprimentos do pecíolo das folhas de EGL e FOAM foram estatisticamente diferentes, sendo que os menores valores ocorreram nas folhas da EGL.

As folhas da EGL apresentaram maior percentagem de tecido mecânico em relação às demais e não houve diferenças significativas entre as folhas da FOM e FODM para esta característica. A razão distância da veia central até a segunda veia/área foliar foi maior na folhas de FOM e FODM, quando comparados com as folhas da EGL e FOAM. Estas últimas não diferiram estatisticamente entre si. O menor valor médio da razão ocorreu nas folhas de FOAM.

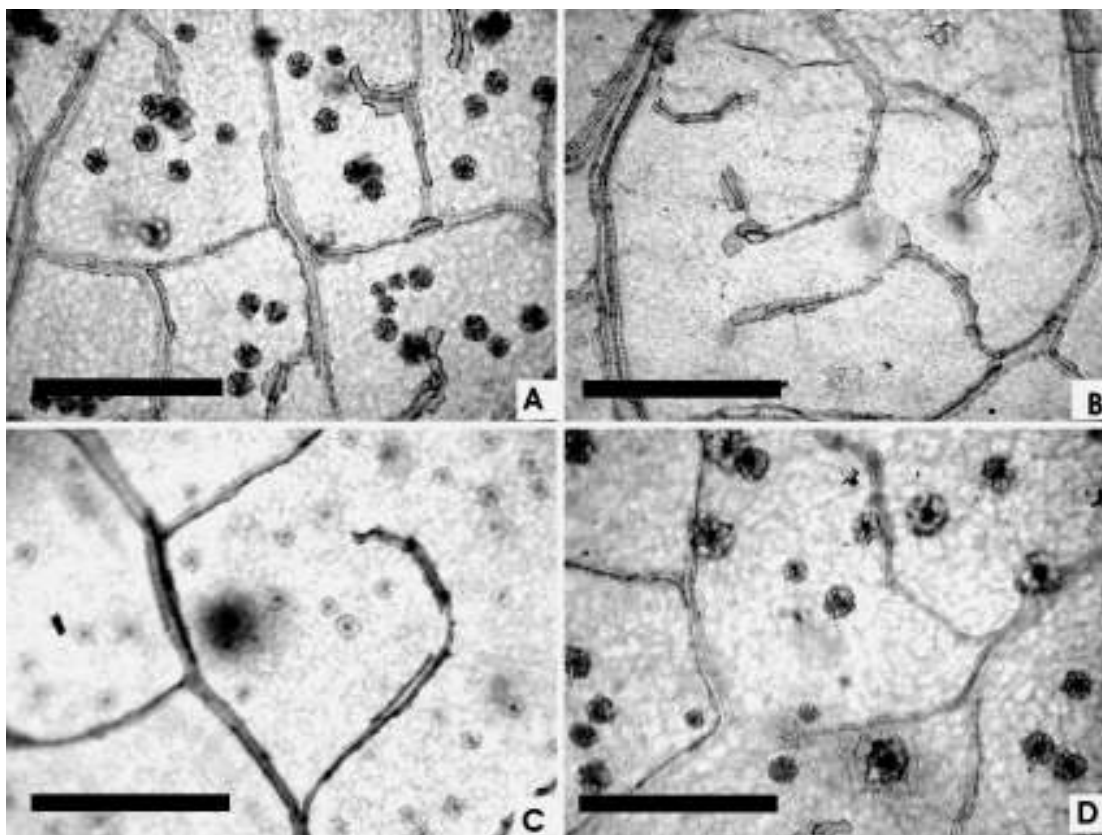


FIGURA 6 - Densidade de venação da folha de *Miconia sellowiana* das quatro fitofisionomias. (A) Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); (B). Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM); (C) Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM) e (D) Floresta Ombrófila Mista (FOM). Barra = 100µm.

Os valores médios da densidade de venação tanto do ápice, terço-médio e base das folhas entre as quatro fitofisionomias variaram da mesma forma. Os maiores valores médios ocorreram nas folhas de EGL e FOAM, enquanto que os menores valores ocorreram nas folhas de FOM e FODM, respectivamente. Comparativamente, as folhas de FODM e FOM não apresentaram diferenças estatisticamente significativas, o mesmo ocorrendo entre as folhas de EGL e FOAM (fig. 6).

A análise dos componentes principais (ACP) mostrou que os dois primeiros componentes explicaram 78% da variância total (fig. 7, tabela 2) para o conjunto de características analisadas. O CP1, que é principalmente representado pelo ângulo foliar, distância da veia principal até a margem, comprimento do pecíolo, razão da distância da veia principal até a margem/área foliar, AEF e massa seca, explicou 56,06% da variância total, enquanto que a área foliar, que é mais relacionada com CP2, explicou 12,62% da variância total.

TABELA 2 - COMPONENTES PRINCIPAIS DA MATRIZ DE CORRELAÇÃO ENTRE AS CARACTERÍSTICAS FOLIARES ESTUDADAS (n = 147)

Variáveis	Componente principal	
	1	2
Ângulo foliar	-0,439	0,099
Distância da veia principal até a margem	-0,4206	0,102
Comprimento do pecíolo	-0,4204	0,016
Razão da distância da veia principal até a margem/área foliar	0,399	-0,068
Área específica foliar (AEF)	0,323	0,053
Massa seca	-0,316	-0,232
Área de tecido mecânico (%)	0,274	0,007
Área foliar	0,053	0,952
Variância explicada pelos componentes	4,51	1,01
Porcentagem do total da variância explicada (%)	56,06	12,62

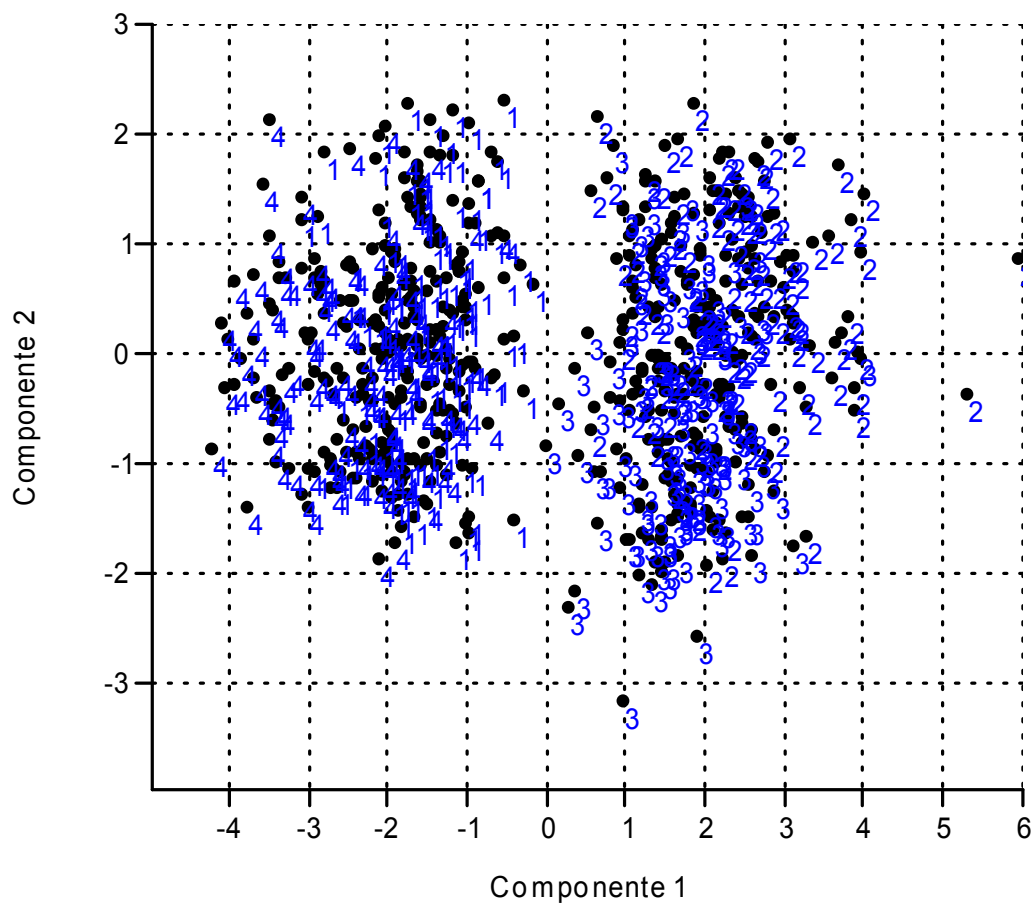


FIGURA 7 - Análise de componentes principais (ACP) de uma matriz de correlação de características foliares das quatro fitofisionomias estudadas. Os dois primeiros eixos principais explicaram 78% da variância total. 1. Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM); 2. Floresta Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); 3. Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM) e 4. Floresta Ombrófila Mista (FOM).

No CP1, o ângulo foliar teve relação negativa com a área foliar, área específica foliar, área de tecido mecânico e a razão da distância da veia central até a 2ª veia/área foliar (tabela 2). No CP2, a área foliar apresentou uma relação negativa com a massa seca e a razão da distância da veia principal até a margem/área foliar. CP1 mostrou dois agrupamentos, sendo um entre os indivíduos de FOM e FODM e

outro entre os indivíduos da EGL e FOAM. Para o CP2, a distribuição é mais homogênea para os indivíduos das quatro fitofisionomias estudadas.

3.2. Classificação do sistema morfológico das veias:

As folhas de *M. sellowiana* são inteiras, simétricas, de forma elíptica, com ápice acuminado e base cuneada. As margens são denteadas e o pecíolo é marginal. A classificação do sistema de veias é apresentada na tabela 3.

TABELA 3 - CLASSIFICAÇÃO MORFOLÓGICA DO SISTEMA DE VEIAS DE *Miconia sellowiana*

CARACTERÍSTICAS	CLASSIFICAÇÃO
Filotaxia	Oposta cruzada (fig. 8)
Categoria da veia de 1º ordem	Acródoma (fig. 9)
Categoria da veia 2º ordem	Acródoma suprabasal (fig. 9-10)
Número de veias basais	3. (fig. 10)
Ângulo da veia de 2º ordem	Um par de veias de 2º ordem com ângulo agudo basal (fig. 10)
Categoria da veia de 3º ordem interna.	Oposta percorrente (fig. 10)
Curso de veia de 3º ordem (interna e externa)	Sinuoso (fig. 10)
Ângulo da veia de 3º ordem a partir da veia de 1º ordem	Agudo (fig. 11)
Variabilidade do ângulo da veia de 3º ordem	Uniforme (fig. 12)
Categoria da veia de 4º ordem	Reticulada poligonal regular (fig. 16-17)
Categoria da veia de 5º ordem	Dicotomizada (fig. 16-17)
Areolação	Bem desenvolvida, com 5 ou mais lados (fig. 17)
Veias finais livres (FEVs)	Duas ou mais ramificações (fig. 19)
Veia de mais alta ordem da folha	7º ordem (fig. 16)
Veia de maior ordem que mostra ramificação excurrente	3º ordem, 4º ordem e 5º ordem (fig. 20)
Venação das veias marginais (formadas por veias de 3º ordem):	As últimas veias curvam-se, formando um "loop" (fig. 12-13)
Venação do dente	Uma veia principal chega ao dente e se divide em dois (fig. 14)
Graduação da folha ("rank foliar")	1r
Numero de ordens de dentes	2 ordens (2 dentes de tamanhos diferentes). (fig. 15)
Número de dentes/cm	2. (fig. 15)
Espaçamento entre dentes	Irregular (fig. 15)
Forma	Retroflexo convexo (fig. 13)
Sínus	Angular (fig. 14)
Âpice	Simples (fig. 15)

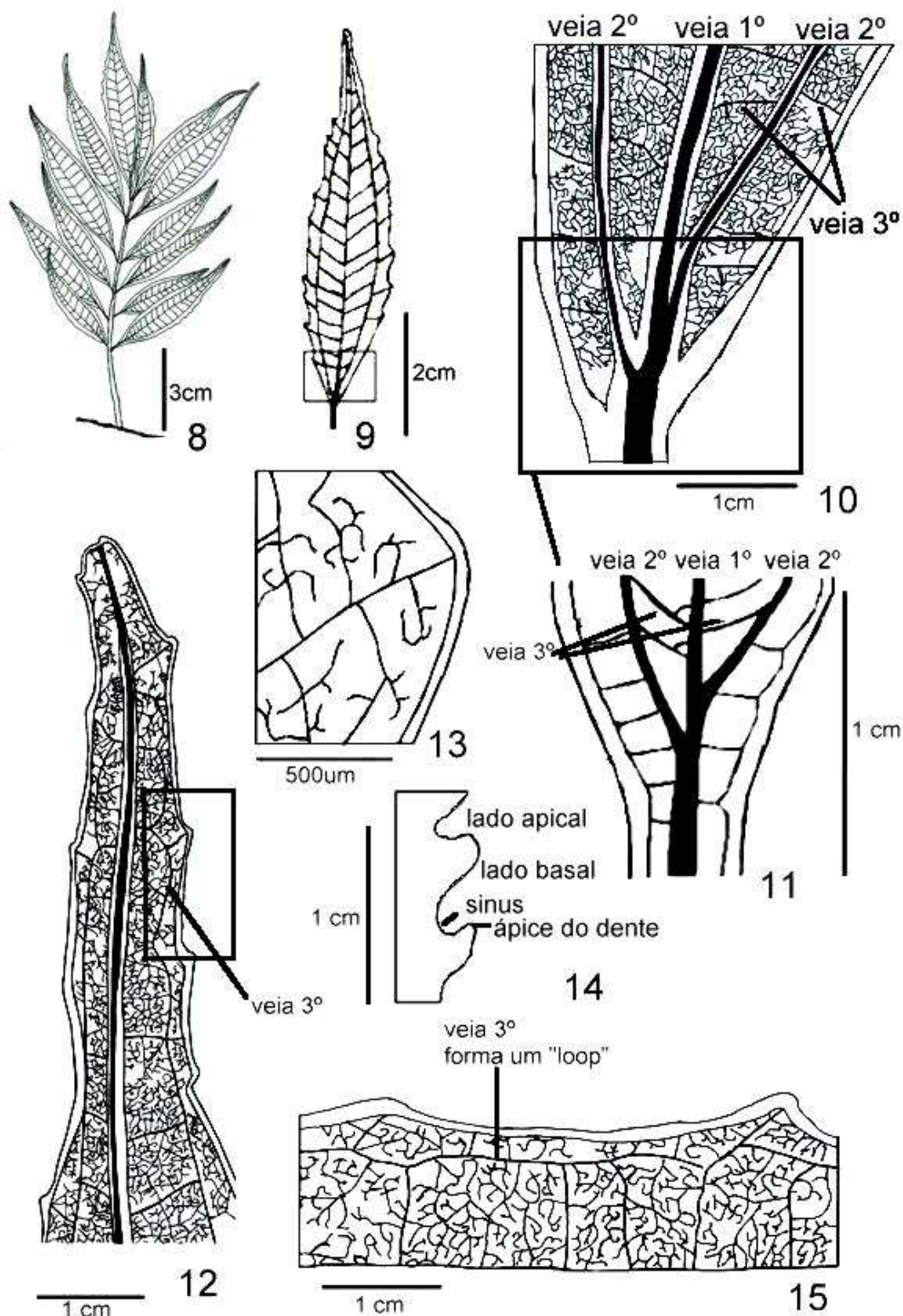


FIGURA 8-15 – Detalhe da folha e da base de *Miconia sellowiana* da Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM). 8. Ramo. 9. Venação foliar. 10. Veias basais. 11. Categoria das veias basais e ângulo das veias de segunda ordem. 12. Venação do ápice. 13. Venação do ápice do dente. 14. Forma do dente e tipo do sinus da margem. 15. Detalhe dos dentes da margem, mostrando as veias de 3° ordem marginal formando um “loop”.

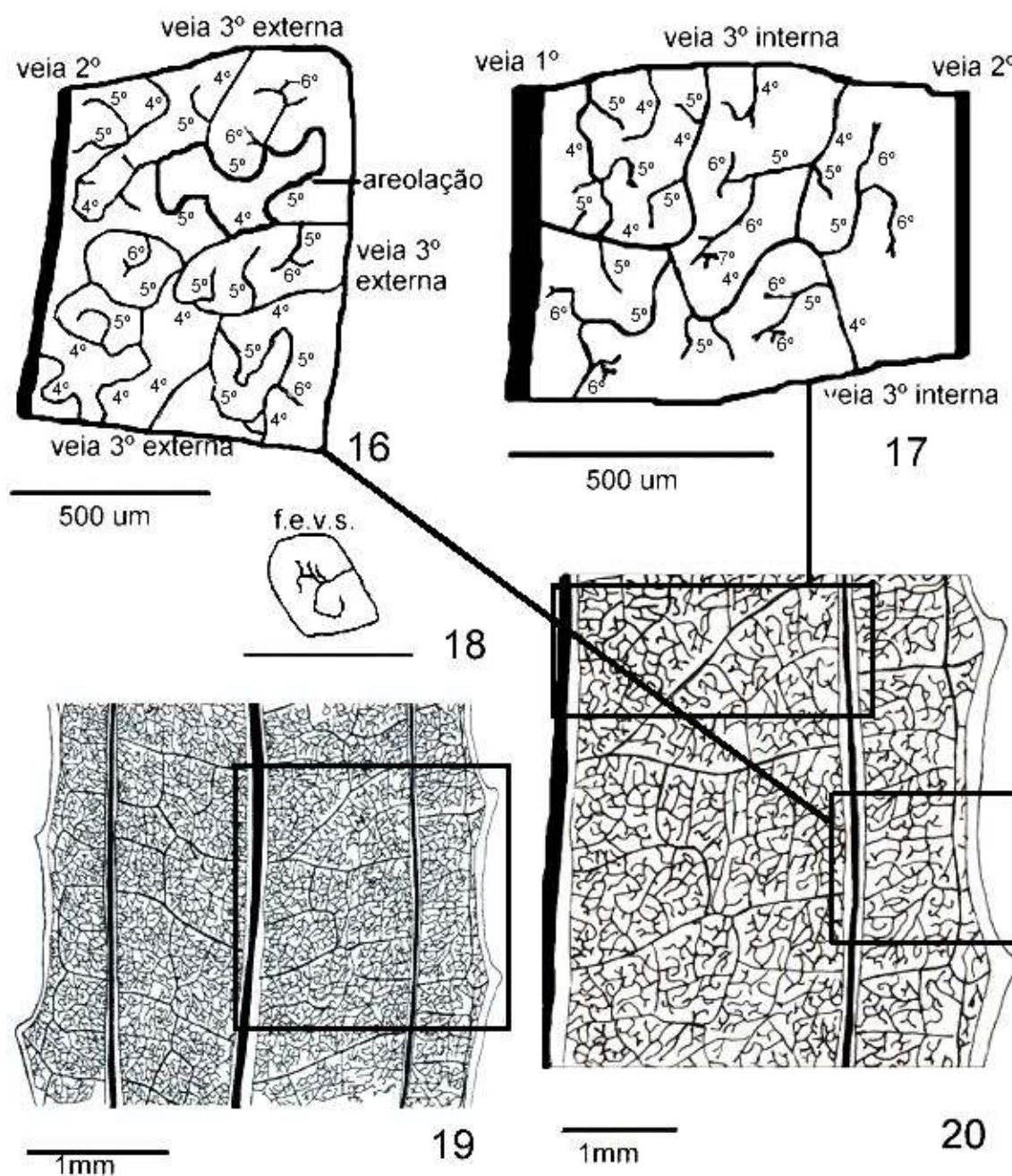


FIGURA 16-20 – Detalhe da venação do terço-médio da folha de *Miconia sellowiana*. Floresta Densa Alto-Montana (FOAM). 16. Categoria de venação entre a veia primária até a secundária. 17. Areolação. 18. Veias finais livres. 19. Venação do terço-médio. 20. Venação da margem direita do terço-médio da folha.

M. sellowiana possui folhas com padrão de venação secundária de curso regular com espaços e ângulos irregulares, areolação com tamanhos e formas diferentes. O curso das veias terciárias é irregular, com veias primárias e secundárias excurrentes, sendo que somente a venação primária apresenta curso regular.

A graduação foliar (rank foliar) foi de 1r (um r). Esta graduação determina a regularidade do sistema de veias e separação do pecíolo da lâmina. Não foram observadas variações morfológicas no padrão de venação foliar de *Miconia sellowiana* entre as quatro fitofisionomias.

3.3 Anatomia do pecíolo

As secções transversais dos pecíolos das quatro fitofisionomias, apresentam duas projeções na face adaxial, mas variam em forma. As secções dos pecíolos das folhas de FOM (fig. 21A) e EGL (fig. 21D) são arredondados, enquanto que os pecíolos das folhas de FOAM (fig. 21C) apresentam uma forma oval e os da FODM (fig. 21B) tendem a um formato mais cordiforme.

Em secção transversal, o pecíolo é delimitado por uma epiderme unisseriada com células quadradas a retangulares na face adaxial e com células epidérmicas mais arredondadas na face abaxial. A cutícula que reveste a epiderme é espessa. Em posição subepidérmica, ocorre de quatro a cinco camadas de colênquima angular formando um anel contínuo. O sistema vascular é representado por cerca de cinco a sete feixes vasculares anficrivais dispostos em forma de arco, cuja abertura está voltada para a face adaxial. Os feixes estão delimitados por uma endoderme. Entre células parenquimáticas regulares ocorrem fibras, idioblastos com drusas e idioblastos com conteúdo escuro, provavelmente composto fenólicos, evidenciado com cloreto férrico. OS testes histoquímicos foram negativos para presença de amido. Não foram observadas variações na organização anatômica do pecíolo, entre as folhas das quatro fitofisionomias. No entanto, as folhas de FOAM aparentemente apresentam um número maior de idioblastos com compostos fenólicos.

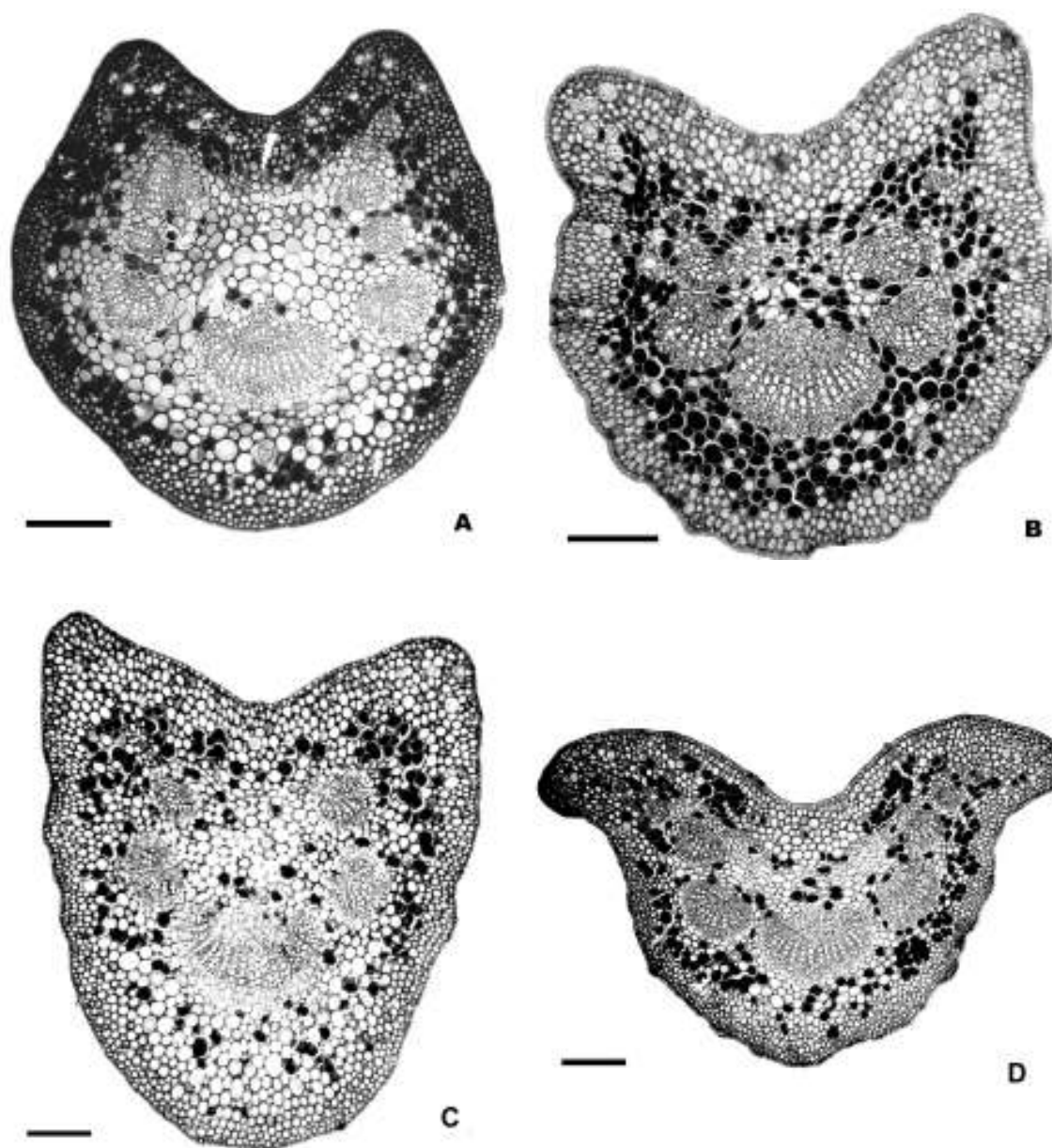


FIGURA 21 - Secção transversal do pecíolo de *Miconia sellowiana* das quatro fitofisionomias. 21A. Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM); 21B. Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); 21C. Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM) e 21D. Floresta Ombrófila Mista (FOM). Barra = 200µm

4 DISCUSSÃO

Miconia sellowiana apresentou variações na morfologia foliar entre os indivíduos das quatro fitofisionomias para as seguintes características: massa seca, massa específica foliar, diâmetro e volume do pecíolo. Os valores médios de algumas das características foram semelhantes entre fitofisionomias, agrupando os indivíduos de EGL e FOAM (área foliar, espessura total da lâmina e densidade de venação) e os indivíduos de FODM e FOM (comprimento do pecíolo, área de tecido mecânico do pecíolo, razão da distância da veia central até a 2ª veia/área foliar e densidade de venação). Essas variações encontradas na folha evidenciam a plasticidade fenotípica da espécie, corroborando com vários estudos sob o mesmo enfoque (MARQUES et al., 2000; MANTUANO et al., 2006).

Para o conjunto de variáveis analisadas, a análise dos componentes principais (ACP) destacou o ângulo foliar, comprimento do pecíolo, AEF, massa seca, distância da veia principal até a margem, razão da distância da veia principal até a margem/área foliar e a área foliar, uma vez que essas características explicaram mais de 70% da variância. Os valores médios dos ângulos foliares entre as fisionomias estudadas variaram muito pouco, cerca de 8° (26,7° a 34,9°), considerando à heterogeneidade de intensidade luminosa entre os ambientes. Entre os indivíduos da mesma fitofisionomia, a variação foi em torno de 28° (FODM) a 36° (FOAM). Os poucos estudos que mediram os ângulos foliares mostraram que folhas de um mesmo indivíduo podem variar de 32° a 78° em baixas intensidades luminosas (floresta ombrófila), enquanto que em intensidades luminosas médias (floresta aberta), os ângulos variam de 17° a 72°. Entre diferentes espécies, os ângulos variaram de 42,9° a 73,5° (floresta ombrófila) e 26,9° a 67,2° (floresta aberta) (FALSTER e WESTOBY, 2003). Segundo esses autores, a variação dos ângulos foliares de folhas de um mesmo indivíduo ou entre espécies, dentro de um mesmo sítio de ocupação, está associado com diferentes aspectos das estratégias ecológicas de cada espécie. Comentam, ainda, que os padrões de ângulos foliares são mais diferenciados entre ambientes contrastantes.

Em outro estudo com 24 espécies do subosque na Ilha de Barro Colorado, Panamá, a variação dos ângulos foliares foi ainda maior (5,4° a 88,0°), em função das diferentes formas de vida (arbóreas, herbáceas, lianas) avaliadas. Esta amplitude de valores para os ângulos foliares em diferentes formas de vida

demonstrou que os atributos arquiteturais podem compensar os padrões de filotaxia potencialmente ineficientes no processo de captura de luz, onde esse fator é muitas vezes limitante (VALLADARES et al., 2002). Os dados obtidos para *M. sellowiana* são semelhantes aos estudos citados para a variação de ângulos entre indivíduos da mesma fitofisionomia, mas não entre fitofisionomias. Não foi encontrado o padrão sugerido de menores ângulos foliares para ambientes com maior intensidade luminosa (EGL e FOAM) e maiores ângulos para ambientes mais sombreados (FOM e FODM), como sugerido (NIINEMETS e FLECK, 2002; FALSTER e WESTOBY, 2003). A heterogeneidade da luz que atinge as folhas, principalmente nos ambientes florestais estudados, parece ser um elemento importante na variação de ângulos encontrada (GÁLVEZ e PEARCY, 2003).

Outro aspecto importante em relação aos ângulos foliares, é a filotaxia da espécie. *M. sellowiana* apresenta filotaxia oposta-cruzada (decussada), mas os ângulos entre as folhas de um mesmo nó não são uniformes com o eixo caulinar. Os ângulos entre folhas subseqüentes também não se aproximam de 90°, como encontrado para algumas espécies com esse padrão de filotaxia (VALLADARES e BRITES, 2004). A eficiência da filotaxia decussada na captura de luz é considerada baixa (em torno de 40%) e a variação do ângulo das folhas de *M. sellowiana* do mesmo nó e entre folhas subseqüentes parece compensar esse padrão de filotaxia, como uma resposta individual da folha à heterogeneidade das condições ambientais (VALLADARES et al., 2002; VALLADARES e BRITES, 2004).

As folhas de FOM e FODM são maiores (cerca de 70%) que as folhas de EGL e FOAM, mas o incremento de massa e espessura não seguiu a mesma proporção (cerca de 50% para ambas). As folhas de FOM e FODM, apesar de apresentarem maiores superfícies, possuem menor massa específica foliar, devido à menor espessura. Comparativamente, as relações área, massa e espessura, que determinam o volume foliar, parecem se ajustar de maneira diferenciada entre os grupos (EGL e FODM) e (FOM e FODM) fitofisionômicos, contribuindo com a pouca variação dos ângulos foliares (KITAJIMA et al., 2005; PEARCY et al., 2005).

Os aumentos das dimensões do pecíolo (comprimento, diâmetro e volume) também não foram proporcionais entre as folhas das fitofisionomias. As folhas de FOAM foram as que apresentaram menor diâmetro, mas não menor comprimento. Aparentemente, não existem relações entre área e massa da lâmina com o

comprimento e diâmetro do pecíolo, conforme os resultados dos coeficientes de correlação que foram baixos e não significativos (Anexo III). No entanto, a relação volume de pecíolo e massa específica foliar é inversamente proporcional, sugerindo que o volume do pecíolo ajusta-se a massa da folha, por unidade de área (NIKLAS, 1996; NIINEMETS e FLECK, 2002). Esta relação é corroborada com a relação positiva entre a área de tecido mecânico e a massa específica foliar. As folhas de EGL, que apresentam a maior massa específica foliar, possuem as maiores percentagens de área de tecido mecânico, para dar maior suporte às folhas, quando se considera a massa específica foliar (massa por unidade de área).

A maior alocação de biomassa por unidade de área em folhas que ocorrem em ambientes com baixa à moderada intensidade luminosa (FOM e FODM) sugere que isto ocorre para manter a eficiência fotossintética e essa plasticidade alocaional “allocational plasticity”, (senso SULTAN, 2003) parece contribuir com a habilidade da espécie em habitar uma maior variedade de ambientes diferenciados quanto as condições ambientais (SULTAN et al., 1998).

A área de tecido mecânico é diretamente proporcional ao diâmetro do pecíolo, principalmente para as folhas de EGL e FOAM. O investimento de material estrutural na formação de espessamentos primários do colênquima parece ter exercido um aumento do diâmetro desses pecíolos. Esta influência não é tão evidente nas folhas de FOM e FODM, onde as áreas de tecido mecânico são semelhantes, mas os diâmetros do pecíolo são significativamente diferentes. Alguns aspectos estruturais como comprimento e diâmetro estão relacionados à diminuição da rigidez do pecíolo, portanto a percentagem de tecido mecânico tende a ser menor enquanto que o comprimento e diâmetro aumentam (NIKLAS, 1999). As propriedades biomecânicas presentes no pecíolo são determinadas, em parte, pela presença do colênquima subepidérmico, que além dar flexibilidade ao pecíolo por ser um tecido visco-elástico (JACCARD e PILET, 1977), possui propriedades hidrostáticas. Em ambientes com menor disponibilidade de água e umidade relativa, os pecíolos podem apresentar uma menor flexibilidade em função do turgor celular, como também pelo aumento na percentagem de tecido mecânico, a exemplo do que ocorre nas folhas de FOM e FODM (NIKLAS, 1999).

A razão da distância da veia primária até a 2ª veia secundária/área foliar é utilizada por alguns autores (UHL e MOSBRUGGER, 1999; ROTH-NEBELSICK et

al., 2001) como índice de densidade de venação. Sendo interpretada desta maneira, os dados mostraram que a densidade de veias apresentou o seguinte gradiente entre os indivíduos estudados: $EGL > FOAM > FODM = FOM$. Utilizando-se a relação comprimento de veias/área foliar como índice de densidade de venação, o gradiente é: $EGL = FOAM > FODM = FOM$, para as regiões do ápice e terço-médio. Os dois índices agrupam as folhas de EGL e FOAM, que são ambientes de maior intensidade luminosa e com solos mais rasos e baixa retenção hídrica, e as folhas de FODM e FOM, que são ambientes mais sombreados e com solos mais profundos e, conseqüentemente, com maior umidade. Folhas mais densas quanto ao sistema de veias representam um maior investimento, por unidade de área, nos tecidos vasculares para transporte de água e substâncias orgânicas e inorgânicas. O sistema mais denso reflete numa maior massa, uma vez que o xilema é formado principalmente elementos celulares com paredes secundárias (UHL e MOSBRUGGER, 1999). Assim, certamente a densidade de venação é um dos elementos que influenciam na massa específica foliar e isso pode ser evidenciado pela relação positiva entre esses dois parâmetros.

As poucas investigações sobre a densidade de venação, independente do índice utilizado, dificultam as comparações com os dados obtidos. Estudos em *Acer monspessulanum* mostraram que a razão do comprimento de veias/área é inversamente proporcional a área foliar, mas não houve relações entre área e distância entre veias (UHL e MOSBRUGGER, 1999). Todavia, esses autores sugerem com base em informações de plantas do período Permo-Carbonífero, que a densidade de venação é um caráter morfológico que pode ser reorganizado em função das mudanças do ambiente, principalmente no que se refere às taxas de transpiração. A densidade de venação é freqüentemente relacionada com os fatores abióticos como a intensidade de luz, onde folhas de sol são mais densas do que folhas de sombra (ESAU, 1965; BOHN et al., 2002); com a umidade do ar (ROTH-NEBELSICK et al., 2001) e vento (GRACE e RUSSELL, 1977).

Todavia, NIINEMETS e colaboradores (2007) mostraram que o tamanho da folha, longevidade, forma, padrão e densidade de venação podem modificar a distribuição da biomassa dos tecidos de suporte e funcionais, alterando assim a atividade fisiológica das folhas. Em folhas elípticas com venação pinada, a densidade de veias de menor calibre é maior porque as veias de primeira ordem distribuem água de maneira menos uniforme na lâmina quando comparadas com as

veias paralelas ou palmadas. Os diferentes padrões de arquitetura e densidade de venação podem afetar as características hidráulicas da folha e os requerimentos para a condução mais eficiente da água. Nas eudicotiledôneas arbóreas temperadas e tropicais, o comprimento total de veias de menor ordem representa de 86 a 97% do sistema de veias, mostrando que este é o principal sítio de transpiração. Assim, a maior densidade de veias de menor ordem corresponde ao maior capacidade de suprimento de água pelo xilema, primariamente pelo incremento da área de troca entre o xilema e o mesofilo circundante e pela redução da distância em que a água circula fora do xilema (SACK e HOLBROOK, 2006). Em *M. Sellowiana*, as veias de segunda ordem originam-se da veia de primeira ordem na base da folha e seguem um curso paralelo à margem, percorrendo toda a extensão da folha até o ápice. Esse padrão, conhecido como acródomo basal (LAWG, 1999) permite um transporte mais eficiente de água (ZWIENIECKI et al., 2002). Assim, o padrão acródomo associado ao sistema de veias mais denso parece ser uma vantagem adicional para as folhas em condições mais xéricas (como as folhas de EGL e FOAM).

O padrão morfológico do sistema de veias de *M. sellowiana* é reticulado, significando que todas as veias estão conectadas entre si, exceto as veias de 5º ordem que possuem um padrão dicotomizado, com veias finais livres (6º e 7º ordem) com duas ou mais ramificações, fechadas dentro de aréolas. Segundo ROTH-NEBELSICK et al., (2001), um maior número de veias finais livres, dentro de uma areolação, são mais comuns nas folhas de sol do que nas folhas de sombra. Em *M. sellowiana* não foram observadas diferenças no número de veias finais livres entre as fitofisionomias, o que não era esperado, pois as fitofisionomias apresentam características ambientais diferenciadas que poderiam influenciar nessa característica.

As veias laterais quando se originam de forma desigual da veia primária proporcionam areolação de tamanho e formas irregulares (CRONQUIST, 1988). As veias de terceira ordem formam uma geometria particular nessa espécie, por possuir veias de terceira ordem interna e externa. A veia interna origina-se da veia de primeira ordem formando um ângulo agudo com variabilidade uniforme, seguindo um curso sinuoso e categorizado como oposta percurrente, pela formação das areolações irregulares. As veias terciárias externas marginais começam e terminam na veia de segunda ordem formam um “loop” e são denominadas de veias intramarginais (LAWG, 1999). Apesar da arquitetura de veias ter sido homogênea e

constante entre as folhas das diferentes fitofisionomias, esse padrão morfológico das veias de menor ordem, associado à maior densidade de veias por unidade de área, também pode possibilitar uma distribuição mais eficiente de água pela lâmina foliar (DENGLER e KANG, 2001; RUNIONS et al., 2005).

Outra característica importante no auxílio mecânico da folha é o tipo, forma e estrutura da margem (GIVNISH, 1987; PREMOLI, 1996; ROTH-NEBELSICK et al., 2001; JOHNSON et al., 2005, NIINEMETS et al., 2007). O padrão homogêneo de margem, morfologia e distância entre os dentes das folhas de *M. sellowiana*, entre as fitofisionomias, parece ser um caráter mais conservativo na espécie. O padrão serreado da margem da lâmina implica também numa distribuição mais complexa de veias secundárias e terciárias, principalmente próximas a margem e, conseqüentemente, incrementa a densidade de veias (NIINEMETS et al., 2007).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados quantitativos aqui apresentados, juntamente com ACP (análise dos componentes principais), sugerem um gradiente mesomorfia-xeromorfia para as folhas dos indivíduos estudados: FOM>FODM>EGL>FOAM, devido às condições ambientais que, apesar de similares entre fitofisionomias (FOM e FODM) e (EGL e FOAM), apresentam algumas diferenças abióticas locais (vide anexo I) que permitem a manifestação da plasticidade foliar. Os estudos anteriores sobre a plasticidade fenotípica de *M. sellowiana* mostraram o mesmo gradiente (FOM>FODM>EGL>FOAM), para outro conjunto de características foliares (BOEGER et al., submetido). Esses resultados similares corroboram a hipótese de que além das características usualmente analisadas para avaliar a plasticidade fenotípica de uma espécie (área, massa seca, espessura da lâmina e dos tecidos e densidade estomática da folha), outras características morfológicas são igualmente importantes e contribuem no caráter plástico da espécie (CALLAWAY et al., 2003; NIINEMETS et al., 2007).

A plasticidade morfológica encontrada nas folhas de *M. sellowiana* implica também em mudanças plásticas anatômicas (BOEGER et al. submetido), pois essas variações na expressão fenotípica incluem ajustes específicos para a alocação proporcional de tecidos da espécie.

As relações entre os atributos morfológicos aqui estudados sustentam as conclusões de alguns autores sobre a complexa relação das características morfológicas do pecíolo com a lâmina foliar e, conseqüentemente, com a orientação da folha e mostram que esses atributos são altamente plásticos. Estas relações também parecem corroborar o conceito de plasticidade modular proposto KROON et al. (2005). Segundo esses autores, as plantas são formadas por unidades funcionais repetitivas, denominadas de módulos, cujo arranjo obedece uma hierarquia aninhada ("nested"). Esses módulos se manifestam em escalas pequenas de variação e a plasticidade de uma planta pode ser representada pela soma das respostas modulares às condições ambientais adicionando-se a integração entre os módulos.

Neste estudo, a complexidade das relações entre as características morfológicas analisadas sugere que as folhas podem atuar como módulos interdependentes, que se ajustam de maneira diferenciada de acordo com as

condições ambientais, as quais podem ser heterogêneas e inconstantes. A interação das variações morfológicas observadas, expressa pela plasticidade fenotípica, parece ser o resultado da resposta dos módulos aos fatores abióticos de cada local de uma forma autônoma e/ou integrativa (HAUKIOJA, 1991; KROON et al., 2005).

As respostas plásticas das plantas são importantes do ponto de vista ecológico, assim como a magnitude dessas respostas. A interação entre a heterogeneidade ambiental e a plasticidade permite que as plantas explorem nichos mais ricos em recursos e ampliem suas possibilidades de distribuição, principalmente em ambientes heterogêneos ou em ecótonos (CARDOSO & LOMÔNACO, 2003; SULTAN, 2003). Este aspecto é de grande importância para a definição de áreas de preservação, que podem incluir populações pequenas e com baixa variabilidade genética (CARDOSO & LOMÔNACO, 2003; KLEUNEN & FISCHER, 2005). A ampla distribuição de *M. sellowiana* parece estar relacionada com o potencial plástico que as populações apresentam, expresso nas suas características morfológicas e/ou fisiológicas. Provavelmente, futuros estudos, em condições abióticas controladas, utilizando populações de *M. sellowiana* de diferentes fitofisionomias possam acrescentar maiores informações sobre a plasticidade fenotípica desta espécie.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D.D.; DUDLEY, S.A.; SULTAN, S.E.; SCHMITT, J.; COLEMAN, J.S.; LINDER, C.R.; SANDQUIST, D.R.; GEBER, M.A.; EVANS, A.S.; DAWSON, T.S.; LECHOWICZ, M.J. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. **BioScience**, v.50, n.1, p.1480-1492, 2000.

ALVES de BRITO, C.J.F.; ALQUINI, Y. A new method for staining botanical material embedded in glycol methacrylate (GMA). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, Curitiba, v.39, n. 4, p.949-951, 1996.

BERLYN, G.P.; MIKSCH, J.P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Ames: The Iowa State Press, 1976. 326p.

BOHN, S.; ANDREOTTI, B.; DOUADY, S.; MUNZINGER, J.; COUDER, Y. Constitutive property of the local organization of venation networks. **Physical Review E: The American Physical Society**, v.65, n.6, 061914(12p), 2002.

CALLAWAY, R.M.; PENNINGS, S.C.; RICHARDS, C.L. Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology**, v.84, n.5, p.1115-1128, 2003.

CÁCERES, N.C. Occurrence of *Conepatus chinga* (Molina) (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) and other terrestrial mammals in the Serra do Mar, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v.21, n.3, p.577-579, 2004.

CARDOSO, G. L.; LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, n.1, p.131-140, 2003.

CRONQUIST, A. **The evolution and classification of flowering plants**. 2.ed. p.177-180, 1988.

DENGLER, N.; KANG, J. Vascular patterning and leaf shape. **Elsevier Science**, v.4, p.50-56, 2001.

DONHA, A.G. **Avaliação do uso de técnicas de suporte e decisão na determinação da fragilidade em ambiente de geoprocessamento: o caso do Centro de Estações Experimentais do Canguirí**. 120p. Dissertação (Mestrado em Ciências do Solo), Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2003.

DOP, P.; GAUTIÉ, A. **Manual of Technique Botanique**. 2.ed. Paris: J. Lamarre, 1928. 594p.

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA); Instituto Ambiental do Paraná (IAPAR). **Levantamento de solos do Estado do Paraná**. Curitiba: EMBRAPA, v.2, 1984. 15p.

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA). **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília, 1999. 82p.

ESAU, K. **Plant Anatomy**. New York: Wiley and Sons, 1965. 555p.

FALSTER, D.S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, v.158, p.509-525, 2003.

FEDER, N.; O'BRIEN, T.P. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany**, v.55, n.1, p.123-142, 1968.

FLECK, S. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. **Ecophysiology**, v.132, p.31-33, 2002.

FONSÊCA, L.C.M.; PROENÇA, C.E.B.; GONÇALVES, E.G. Descrição do padrão de venação foliar em *Spathicarpa* Hook. (Araceae). **Acta Botanica Brasilica**, v.21, p.213-221, 2006.

GÁLVEZ, D.; PEARCY, R.W. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. **Oecologia**, v.135, p.22-29, 2003.

GIELWANOWSKA, I.; SZAZUKA, E.; BEDNARA, J.; GOERECK, R. Anatomical features and ultrastructure of *Deschampsia Antarctica* (Poaceae) leaves from different growing habitats. **Annals of Botany**, v.96, n.7, p.1109-1119, 2005.

GIVNISH, T.J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New Phytologist**, v.106, p.131-160, 1987.

GIVNISH, T.J.; VERMEIJ, G.J. Sizes and shapes of liane leaves. **American Naturalist**, v.110, p.743-778, 1976.

GLUZEZAK, R.M. **Morfo-anatomia foliar de *Miconia sellowiana* Naudim (Melastomataceae) em diferentes formações vegetacionais no Estado do Paraná**. 62p. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2005.

GOLDENBERG, R. Gênero *Miconia* (Melastomataceae) no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.18, n.4, p.927-947, 2004.

GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees**, v.20, p.549-558, 2006.

GRACE, J.; RUSSEL, G. The effect of wind on grasses. III. Influence of continuous drought or wind on anatomy and water relations in *Festuca arundinaceae* Schreb. **Journal of Experimental Botany**, v.28, p.268-278, 1977.

GUTSCHICK, V.P. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. **New Phytologist**, v.143, p.3-18, 1999.

HAMMER, O., HARPER, D.A.T.; RYAN, P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Paleontologia Electronica**, v.4, p.1-8, 2001.

HAUKIOJA, E. The influence of grazing on the evolution, morphology and physiology of plants as modular organisms. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biology Sciences** v. 333, p. 241-247, 1991.

HERBIG, A. e KULL, U. **Leaves and ramification**. Stuttgart: Mitteilungen des, SFB 230, v.7, p.109-117, 1991.

Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR). **Cartas climáticas do Estado do Paraná**. Londrina, 1994. 49.p. Documento 18.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro, n.1, 1992. 92p. Série: Manuais Técnicos em Geociência.

JACCARD, M.; PILET, P.E. Extensibility and rheology of collenchyma cells. II. Low-pH effect on the extension of collenchyma cells isolated from high and low growing material. **Plant and Cell Physiology**, v.18, p.883-891, 1977.

JOHANSEN, D.A. **Plant Microtechnique**. New York: McGraw Hill Book, 1940. 523p.

JOHNSON, D.; SMITH, W. K.; VOGELMANN, T.C.; BRODERSEN, C.R. Leaf architecture and direction of incident light influence mesophyll fluorescence profiles. **American Journal of Botany**, v.92, n.9, p.1425-1431, 2005.

KITAJIMA, K.; MULKEY, S.; WRIGHT, J. Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. **Annals of Botany**, v.95, p. 535-547, 2005.

KLEIN, R.M. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. **Sellowia**, v.36, p.5-54, 1984.

KLEUNEN, M. van; FISCHER, M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. **New Phytologist** v.166, p.49-60, 2005.

KLICH, M.R. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**, v.44, p.171-183, 2000.

KROON, H. de; HUBER, H.; STUEFER, J.F.; GROENENDAEL, J.M.van. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. **New Phytologist** v.166, p.73-82, 2005.

KULL, U; HERBIG, A. **Leaf venation patterns and principles of evolution**. Stuttgart: Mitteilungen des, SFB 230, v.9, p.167-175, 1994.

LACERDA, A.E.B. **Levantamento florístico e estrutural de vegetação secundária em área de contato da Floresta Ombrófila Densa e Mista – PR**. 114p. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1999.

LAWG. **Manual of Leaf Architecture – morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by Leaf Architecture**. Smithsonian Institution, 1999. 65 p.

LEITE, P.F.; KLEIN, R.M. **Geografia do Brasil – Região Sul**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). Rio de Janeiro, 1990. 16p.

MAACK, R. **Geografia física do Estado do Paraná**. 3.ed. Curitiba: Imprensa oficial, 2002. 442p.

MANTUANO, D.C.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. Leaf anatomy variation within and between three “restinga” populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.29, n.2, p.209-215, 2006.

MARQUES, A.R.; GARCIA, Q.S.; REZENDE, J.L.P.; FERNANDES, G.W. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. **Tropical Ecology**, v.41, p.47-60, 2000.

MOSBRUGGER, V. Leaf density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.149, p.15-26, 1999.

NAVAS, M-L.; GARNIER, E. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia perigrina* in response to light, nutrient and water availability. **Acta Oecologica**, v.23, p.375-383, 2002.

NIINEMETS, Ü.; FLECK, S. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. **Oecologia**, v.132, p.21-33, 2002.

NIINEMETS, Ü.; PORTSMUTH, A.; TOBIAS, M. Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperate species: a neglected source of leaf physiological differentiation? **Functional Ecology**, v.21, p.28-40, 2007.

NIKLAS, K.J. Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind-protected sites. **Annals of Botany**, v.78, p.61-66, 1996.

NIKLAS, K.J. A mechanical perspective on foliage leaf form and function. **New Phytologist**, v.143, p.19-31, 1999.

PEARCY, R.W.; MURAOKA, H.; VALLADARES, F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. **New Phytologist**, v.166, p.791-800, 2005.

PREMOLI, C.P. Leaf architecture of South American *Nothofagus* (Nothofagaceae) using traditional and new methods in morphometrics. **Botanical Journal of the Linnean Society**, n.121, p.25-40, 1996.

REGINATO, M; GOLDENBERG, R. Análise florística, estrutural e fitogeográfica da vegetação em região de transição entre as Florestas Ombrófilas Mista e Densa Montana, Piraquara, Paraná, Brasil. **Hoehnea**, v.34, n.3, p.349-364, 2007.

REINHARDT, D.; KULEMEIER, C. Plant Architecture. **EMBO reports** v.3, n.9, p. 846-851, 2002.

RENNER, S.S. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. **Nordic Journal of Botany**, v.13, n.5, p.519-540, 1993.

RODERJAN, C.V.; KUNIYOSHI, Y.S.; GALVÃO, F. As unidades fitogeográficas do Estado do Paraná. **Ciência e Ambiente**, v.24, p.75-92, 2002.

ROTH-NEBELSICK, A.; UHL, D.; MOSBRUGGER, V.; KERP, H. Evolution and leaf venation architecture: a review. **Annals of Botany**, v.87, p.553-566, 2001.

RUNIONS, A.; FUHRER, M.; LANE, B.; FEDERL, P.; ROLLAND-LAGAN, A-G.; PRUSINKIEWICS, P. Modeling and visualization of leaf venation patterns. **ACM transactions on graphics**, v. 24, n.3, p.702-710, 2005.

SACK, L.; HOLBROOK, N.M. Leaf hydraulics. **Annual Review of Plant Biology**, v.57. p.361-381, 2006.

SARAIVA, L.C.; CESAR, O.; MONTEIRO, R.; Breeding systems of shrubs and trees of a Brazilian Savanna. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v.39, p.751-763, 1996.

SASS, J.E. **Botanical Microtechnique**. 2.ed. Ames: The Iowa State College Press, 1951. 391p.

SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. **Acta Botanica Neerlandica**, v.44, Special Plants and Evolution Jubilee issue, p.363-383, 1995.

SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution & Development**, v. 5, n.1, p. 25–33, 2003.

SULTAN, S.E.; WILCZEK, A.M.; HANN, S.D.; BROSI, B.J. Contrasting ecological breadth of co-occurring annual *Polygonum* species. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 363–383, 1998.

SWIECH-AYOUB, B.P.; MASUNARI, S. Flutuações de *Aegla castro* Schmidt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) no Buraco do Padre, Ponta Grossa, Paraná. Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v.18, n.3, p.1003-1017, 2001.

TAKENAKA, A.; TAKAHASHI, K.; KOHYAMA, T. Optimal leaf display and biomass partitioning for efficient light capture in an understorey palm, *Licuala arbuscula*. **Functional Ecology**, v.15, p.660-668, 2001.

UHL, D.; MOSBRUGGER, V. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.149, p.15-26, 1999.

VALLADARES, F. Light and plant evolution: adaptation to the extremes versus phenotypic plasticity. In GREPPIN, H. **Advanced studies in plant biology**. Geneve: University of Geneva, 2000. 15p.

VALLADARES, F.; SKILLMAN, B.J.; PEARCY, R.W. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understorey plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. **American Journal of Botany**, v.89, n.8, p.1275-1284, 2002.

VALLADARES, F.; BRITES, D. Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture? **Plant Ecology**, v. 174, n.1, p.11-17, 2004.

VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.P.; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991. 123p.

VENDRAMINI, F.; NISHIO, J.N.; SMITH, W.K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in Plant Science**, v.1, p.65-162, 2002.

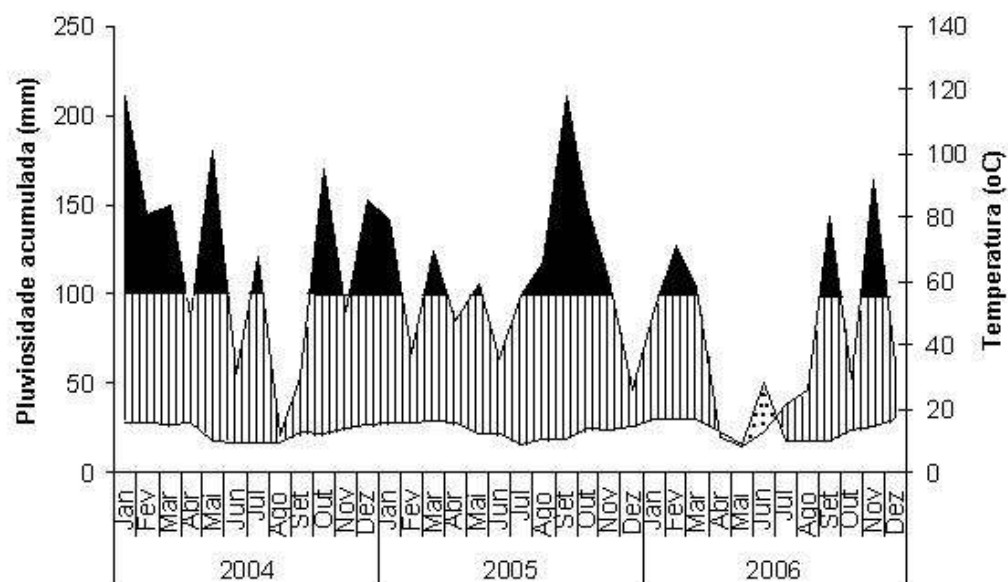
WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systems**, v.33, p.125-143, 2002.

ZWIENIECKI, M.A.; MELCHIER, P.J.; BOYCE, L.; SACK, L.; HOLBROOK, N.M. Hydraulic architecture of leaf venation in *Laurus Nobilis* L. **Plant Cell and Environment**, n.25, p.1445-1450, 2002.

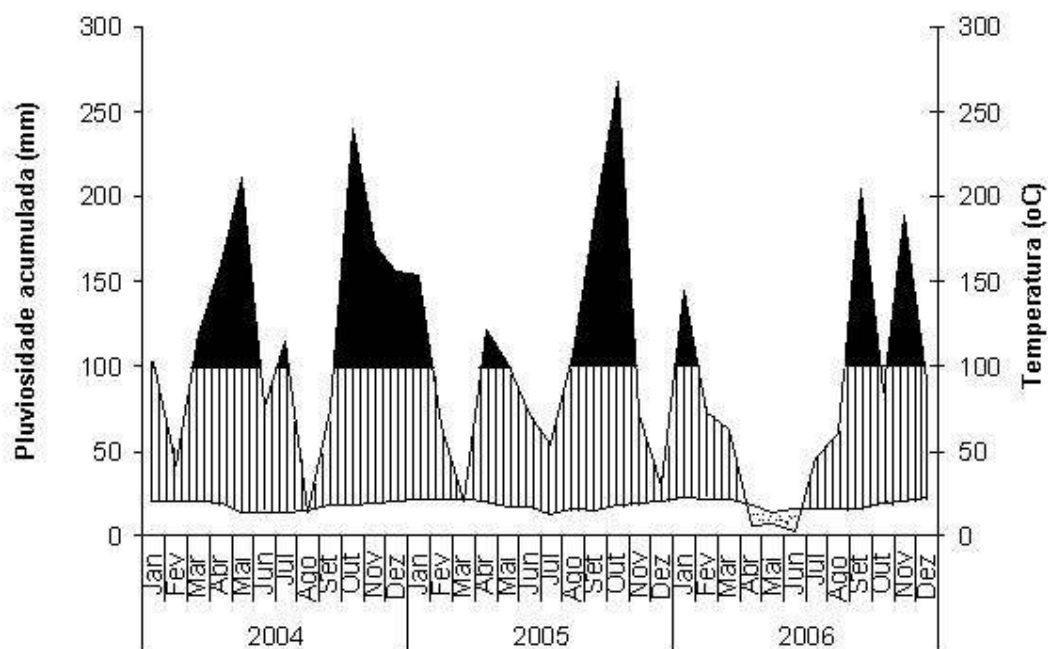
ANEXO I - QUADRO COMPARATIVO DAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS DAS QUATRO FITOFISIONOMIAS. EGL=Estepe Gramíneo-Lenhosa; FOM=Floresta Ombrófila Mista; FODM=Floresta Ombrófila Densa Montana; FOAM= Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana.

Características ambientais	EGL	FOM	FODM	FOAM
Temperatura média anual (°C) (mín – máx)	17,8 (14 – 20)	18 (13 – 24)	16,6 (13 – 20)	18 (12 – 24)
Precipitação média Anual (mm)	1.497	1.451	2.008	1.384
Clima	Cfb	Cfb	Cfb	Cfb
Solo	Neossolo Litólico Distrófico típico Tb A proeminente	Cambissolo Háptico Aluminico típico	Neossolo Litólico Húmico típico Tb hipodistrófico e álico	Neossolo litólico húmico típico
Altitude (m)	975	775	1.100	1.370
Umidade média relativa do ar (%)	77	91	88	80
Intensidade Luminosa (fc)	840	76	58,9	930

ANEXO II – Climadogramas das estações metereológicas próximas às fitofisionomias.



Climadograma da estação metereológica de São José dos Pinhais, PR.



Climadograma da estação metereológica de Ponta Grossa, PR.

ANEXO III: TABELA DE CORRELAÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE *Miconia sellowiana* DAS QUATRO FITOFISIONOMIAS. NÚMEROS EM NEGRITO INDICAM VALORES ESTATISTICAMENTE SIGNIFICANTES ($p < 0,05$). 1. ÁREA FOLIAR (cm^2), 2. MASSA SECA (mg), 3. MASSA ESPECÍFICA FOLIAR (mg.cm^{-2}), 4. ÂNGULO FOLIAR ($^\circ$), 5. DIÂMETRO DO PECÍOLO (μm), 6. COMPRIMENTO DO PECÍOLO (mm^2), 7. VOLUME DO PECÍOLO (mm^3), 8. ÁREA DE TECIDO MECÂNICO DO PECÍOLO (%).

Variáveis	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1	0,82	- 0,09	- 0,06	0,01	0,07	0,07	0,09
2		1	0,44	- 0,03	- 0,06	- 0,03	- 0,04	0,005
3			1	0,04	- 0,06	- 0,18	- 0,17	- 0,12
4				1	- 0,02	- 0,06	- 0,06	- 0,02
5					1	- 0,04	0,41	- 0,09
6						1	0,87	0,16
7							1	0,13
8								1